

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

G. COLOMB

Ancien élève de l'École normale supérieure,
Préparateur de botanique à la Faculté des Sciences de Paris.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES STIPULES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 20 juillet devant la commission d'examen.

MM. HÉBERT.	<i>Président.</i>
BONNIER.	} <i>Examineurs.</i>
DASTRE.	

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1887

SÉRIE A, N° 94

N° D'ORDRE

595

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

G. COLOMB

Ancien élève de l'École normale supérieure,

Préparateur de botanique à la Faculté des Sciences de Paris.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES STIPULES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **20** juillet devant la commission d'examen

MM. HÉBERT.	<i>Président.</i>
BONNIER.	} <i>Examineurs.</i>
DASTRE.	

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1887

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen.	HÉBERT, Professeur.	Géologie.
Professeurs honoraires. {	PASTEUR.	
	DUCHARTRE.	
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	HERMITE.	Algèbre supérieure.
	TROOST.	Chimie.
	FRIEDEL.	Chimie organique.
	OSSIAN BONNET.	Astronomie.
	DARBOUX.	Géométrie supérieure
	DEBRAY.	Chimie.
	TISSERAND.	Astronomie.
	LIPPMANN.	Physique.
	HAUTEFEUILLE.	Minéralogie.
	BOUTY.	Physique.
Professeurs.	APPELL.	Mécaniq. rationnelle.
	DUCLAUX.	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ.	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ.	Calcul des probabilités et Physique mathé- matique.
	Y. DELAGE.	Zoologie, Anatomie, Physiologie compa- rée.
	BONNIER.	Botanique.
	N.	Physiologie.
Professeurs adjoints.	WOLF.	Physique céleste.
	DASTRE.	Physiologie.
	CHATIN.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
Secrétaire.	PHILIPPON.	

A

M. GASTON BONNIER

PROFESSEUR DE BOTANIQUE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Témoignage de reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES
SUR
LES STIPULES

Par M. G. COLOMB.

INTRODUCTION

Dans une communication lue à la séance de la Société botanique du 18 avril 1879, M. D. Clos fait remarquer « qu'envisagées comme des dépendances de la feuille, les stipules ont été jusqu'ici trop négligées par les botanistes, qui les ont tantôt méconnues, tantôt admises sans preuves suffisantes, ou confondues avec des feuilles, des parties de la feuille ou des organes voisins (folioles, gaines, décurreneces, vrilles, épines, coussinets, glandes, poils, etc.). Elles semblent se dérober parfois à l'observation ou par leur petitesse ou par leur prompt caducité.... »

On peut, en effet, dresser une longue liste de plantes auxquelles certains auteurs accordent des stipules, tandis que d'autres les leur refusent. J'en citerai quelques exemples :

Du Petit-Thouars (1) voyait des stipules dans les épines des Orangers. La plupart des auteurs s'accordent maintenant à y voir des rameaux.

M. Sachs (2) constate que les épines du *Xanthium spinosum* occupent la place des stipules et n'est pas éloigné de leur en attribuer la nature. Pour M. Clos (3), elles tiennent lieu des réceptacles des fleurs femelles et en ont la signification.

(1) Du Petit-Thouars, *Cours de phytol.*, p. 47.

(2) Sachs, *Traité de Bot.*, trad. française, p. 264.

(3) Clos, *Mém. Acad. Sciences Toulouse*, 4^e série, VI, p. 66-75, 1^c.

Seringe, de Candolle (1), Kirschleger (2), Stoks (3), Payer (4), Parlatore, etc., n'hésitent pas à regarder comme une stipule la vrille des Cucurbitacées, tandis que d'autres botanistes y ont vu, successivement, une racine, un rameau, un rameau portant des feuilles, une feuille, etc.

Decaisne, M. Cauvet (5) voient des stipules dans les vrilles des *Smilax*, opinion que M. Clos (6) ne partage pas : les vrilles en question ne lui paraissant que « de simples prolongements sans signification morphologique des faisceaux fibro-vasculaires du pétiole ».

Les *Canarium* ont-ils des stipules, comme le veut Spach, ou bien n'en ont-ils pas, comme le prétendent MM. Bentham et Hooker (7)?

Il me serait facile de citer encore une foule d'autres exemples de l'incertitude qui règne parmi les botanistes lorsqu'il s'agit de déterminer si un appendice placé sur la tige, dans le voisinage de la feuille, est ou n'est pas de nature stipulaire ; mais outre qu'une pareille énumération serait sans intérêt, les quelques exemples qui précèdent suffisent, à mon avis, pour prouver qu'il y a là un champ dont l'exploration peut donner lieu à quelques remarques utiles.

Lorsqu'on suit les discussions ouvertes à ce sujet, et qu'on étudie les opinions, le plus souvent contradictoires, émises par les divers botanistes, on est frappé de voir que ces discussions ou ces opinions ne reposent sur aucune base solide. Avant, en effet, de se prononcer sur la question de savoir si tel ou tel appendice est, oui ou non, une stipule, il eût fallu chercher à connaître ce qui caractérise la stipule. C'est ce que les auteurs qui se sont occupés de la question ne me semblent

(1) De Candolle, *Organ.*, p. 336.

(2) Kirschleger, *Flora* de 1845, p. 615.

(3) Stoks, *Ann. of Nat. Hist.*, de 1846.

(4) Payer, *Élém. de Bot.*, p. 53.

(5) Cauvet, *Bull. Soc. Bot.*, t. XII, p. 241.

(6) Clos, *Bull. Soc. Bot.*, t. XXVI, p. 154.

(7) Bentham et Hooker, *Gen. Plant.*, t. I, p. 324.

pas avoir fait ; ou, si quelques-uns l'ont tenté, ils me paraissent n'avoir qu'à demi réussi, attendu que la définition qu'ils donnent de la stipule est loin d'être générale.

On a, en effet, toujours défini les stipules : « des productions, en général, de texture foliacée qui se trouvent à la base des feuilles et le plus souvent symétriquement à droite et à gauche de l'attache de ces organes ». M. Duchartre (1), à qui j'emprunte cette définition, ajoute : « Ce sont en réalité des dépendances de la feuille. L'opinion la plus répandue consiste à les regarder comme formées par la gaine qui, pour les constituer, se serait plus ou moins isolée de la feuille. »

On peut admettre que les stipules ont en général la texture foliacée, quoiqu'il ne soit pas difficile de trouver des exceptions nombreuses à cette règle : je n'en veux citer comme exemples que les glandes situées à la base du pétiole des feuilles des Crucifères (2), les épines stipulaires des *Robinia*, les glandes des Balsamines et celles des Sureaux. Mais, si l'on accorde à la seconde partie de la définition une confiance trop grande et si l'on qualifie de stipule tout organe pair, situé de part et d'autre du pétiole, on risque de commettre de nombreuses erreurs. Je montrerai en effet, dans la suite, que des organes regardés jusqu'à présent comme des stipules, sur la foi de cette définition, ne peuvent à aucun titre être considérés comme tels.

Il y avait, par conséquent, lieu de chercher ailleurs que dans la place qu'elles occupent sur l'axe la caractéristique des stipules. C'est ce que j'ai essayé de faire, et c'est l'établissement d'une définition précise de la stipule qui fera l'objet de la première partie de ce travail. Puis, la stipule nettement définie, et sans négliger les indications que peut donner la définition jusqu'à présent admise, j'aborderai, dans la seconde

(1) Duchartre, *Traité de Botanique*, 2^e édition, p. 486.

(2) M. Kraus (*Bot. Zeit.* de 1846, p. 143-145), M. Duchartre (*Rev. Bot.*, t. II, p. 208) et M. Norman (*Quelques obs. de morphol. végétale*, 1857) regardent ces glandes comme des stipules.

partie, l'étude d'un certain nombre de points obscurs que je m'efforcerai d'éclaircir.

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITION DE LA STIPULE

Les stipules affectent tant de formes diverses, occupent, relativement à la feuille, des places si variées, que la morphologie externe me paraît impuissante à fournir la caractéristique de la stipule. J'ai donc cherché cette caractéristique dans la structure anatomique de l'organe.

La méthode que j'ai suivie est la suivante : j'ai examiné des stipules incontestées, prises dans les familles les plus diverses, et j'ai cherché à voir si, dans leur structure, ces stipules n'offriraient pas quelque disposition, facile à distinguer au premier coup d'œil, et présentant une généralité suffisante pour servir de base à une définition de l'organe.

Je me suis surtout attaché à suivre de très près la marche des faisceaux stipulaires et à étudier leurs relations avec les faisceaux soit de la tige, soit de la feuille. Pour cela j'ai procédé par coupes successives, colorant chaque coupe en deux couleurs, le bois, par la fuchsine ammoniacale, et les autres éléments cellulaires par le bleu d'aniline : les plus petites dérivations vasculaires deviennent ainsi parfaitement visibles par le contraste; aussi après un travail qui, en somme, n'a été qu'un travail de patience, m'a-t-il été facile d'arriver à cette conclusion que, dans tous les cas, *les faisceaux qui se rendent aux stipules ne sont que des dérivations plus ou moins considérables de faisceaux foliaires*, dérivations très précoces en ce sens qu'elles naissent le plus souvent des faisceaux foliaires avant que ceux-ci soient sortis de la tige et aient pénétré dans le pétiole.

C'est cette conclusion qu'il s'agit de légitimer. Pour le faire, je me propose d'exposer avec quelques détails les faits

que j'ai pu observer dans un certain nombre de plantes ; et, pour donner plus de valeur à mes conclusions, j'aurai soin de graduer les exemples, commençant par les plus simples et les plus nets, terminant par ceux assez complexes pour avoir pu servir de point de départ aux déductions d'auteurs qui assignent aux faisceaux stipulaires une origine autre que celle que je leur assigne moi-même.

Trifolium repens. — Ici l'observation est particulièrement facile, car il est possible de suivre à l'extérieur la course des faisceaux sans qu'il soit, pour ainsi dire, nécessaire de recourir à l'étude microscopique de l'organe. Chaque stipule est constituée par une très large lame foliacée qui va en s'atténuant vers le haut pour se terminer en pointe. A leurs bases, les deux stipules se soudent ensemble du côté opposé au point d'insertion de la feuille, de façon à embrasser complètement la tige. Mais cette partie commune aux deux stipules est très restreinte, et elles ne tardent pas à devenir indépendantes l'une de l'autre ; chaque stipule accompagne le pétiole et lui est soudée jusqu'à une certaine hauteur ; puis elle s'en détache et devient complètement libre.

On voit, à l'extérieur, une côte de la tige qui s'incurve de façon à pénétrer dans le pétiole, où elle se continue sous forme de nervure latérale. Au point où sa direction change, elle émet un rameau récurrent qui occupe la base de la stipule. C'est de ce rameau que se détachent successivement un certain nombre de petites nervures qui montent verticalement dans la stipule et s'y ramifient de diverses façons. Outre ces nervures, on en voit une qui naît directement de la côte pétiolaire.

Quelque superficiel que soit cet examen, nous avons donc déjà de fortes raisons de croire que la stipule n'est parcourue que par des faisceaux dérivés des faisceaux foliaires. L'étude des coupes successives va d'ailleurs nous montrer qu'il en est réellement ainsi. Une coupe dans la tige montre le cercle libéro-ligneux formé de faisceaux distincts (quinze dans l'individu que j'étudie) ; trois de ces faisceaux s'échappent obliquement

pour entrer dans le pétiole : ce sont les faisceaux M, L, L, de la figure 4. Chaque faisceau L émet en arrière un rameau C qui se rend dans une lame embrassant la tige T. Cette lame est la base commune aux deux stipules. C'est du faisceau C que

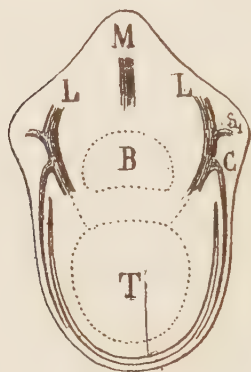


Fig. 1.

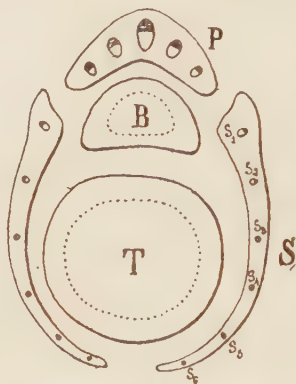
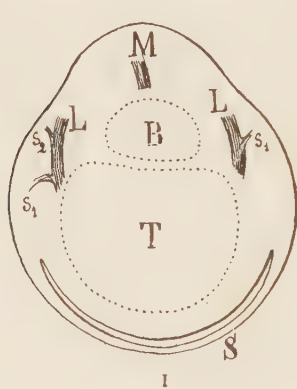
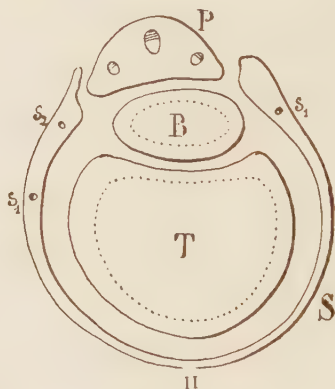


Fig. 2.

partent ensuite les faisceaux s_2 , s_3 , s_4 , s_5 , s_6 , de la stipule (fig. 2), le faisceau s_1 provenant directement du faisceau L. On remarque, en outre, sur la figure 2, que les deux stipules,



I



II

Fig. 3.

d'abord réunies par leur base, finissent par se séparer plus haut de façon à devenir distinctes.

Dans le *Trifolium incarnatum*, la disposition des faisceaux est la même que dans le *Trifolium repens*.

Onobrychis sativa. — Trois faisceaux se détachent du cylindre central pour se rendre à la feuille. Dans leur course oblique les faisceaux latéraux émettent une ou deux branches *s* qui montent verticalement dans la stipule embrassante. Celle-ci ne tarde pas à se détacher des bords du pétiole, de sorte que la section transversale de la stipule (fig. 3) forme un cercle ouvert du côté de la feuille *P* pour laisser passer le rameau axillaire *B*. Donc ici encore, comme dans le Trèfle, ce sont les faisceaux foliaires latéraux *L* qui donnent naissance aux faisceaux stipulaires, avec cette seule différence que dans le cas du Trèfle la plupart des faisceaux stipulaires sont des ramifications de second ordre des faisceaux foliaires, tandis que, dans le Sainfoin, les trois ou quatre faisceaux stipulaires naissent tous directement des faisceaux foliaires.

Viola tricolor. — A la base de la feuille se trouvent des stipules extrêmement développées. Ce sont deux grandes lames foliiformes profondément découpées (fig. 4, I).

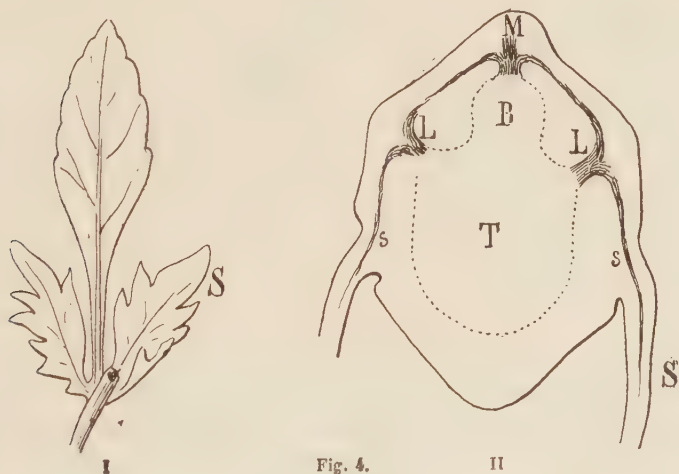


Fig. 4.

Des sections transversales successives du nœud montrent (fig. 4, II), comme dans les deux cas précédents, trois faisceaux foliaires, un médian *M*, et deux latéraux *L* et *L*. Seulement, ici, la bifurcation des faisceaux foliaires latéraux est beaucoup

plus précoce que tout à l'heure ; à peine les faisceaux **L** sont-ils sortis du cylindre central, qu'ils se bifurquent : une moitié se dirige vers le faisceau médian avec lequel elle s'anastomose pour entrer dans la feuille, l'autre moitié se rend dans la stipule où elle se ramifie. Je n'ai pas à décrire le mode de nervation de la stipule, cela n'aurait aucun intérêt au point de vue qui nous occupe. L'essentiel est de constater qu'ici encore la stipule ne reçoit, en fait de faisceaux, que des ramifications de faisceaux foliaires.

Dans le *Viola striata*, la course des faisceaux foliaires et l'origine des faisceaux stipulaires sont identiquement les mêmes que dans le *Viola tricolor*. Cet exemple si net des Violariées aura tout à l'heure un intérêt tout particulier.

Passiflora caerulea. — Les Passiflores sont des plantes chez lesquelles les stipules sont on ne peut plus nettes. La tige présente cinq faisceaux principaux s'accusant à l'extérieur par

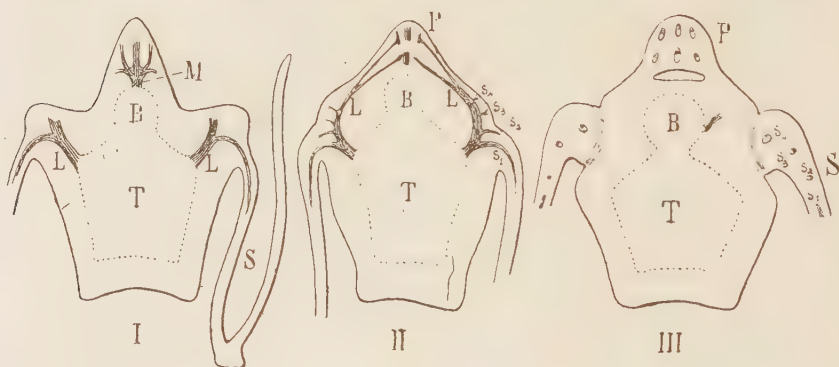


Fig. 5.

des côtes saillantes, ce qui donne à la tige une section pentagonale. Trois de ces faisceaux se détachent du cylindre central : l'un, médian, **M**, se rend directement au pétiole, les deux autres, latéraux, **L**, commencent par sortir, suivant une direction radiale, pour ne s'incurver que plus tard vers la feuille (fig. 5, I). Au moment où le faisceau **L** commence à se diriger vers le pétiole, il se bifurque. Une branche descend dans la stipule **S** ; c'est le faisceau s_1 . Dans son trajet à travers l'écorce,

le faisceau L émet successivement trois autres faisceaux s_2 , s_3 , s_4 (fig. 5, II), qui tous descendent dans la stipule. La figure 5, III, montre la stipule prête à se détacher de la tige et renfermant les quatre faisceaux dont nous venons de déterminer l'origine. Les faisceaux L vont enfin se réunir au faisceau médian de la façon qui est figurée (fig. 5, II), et sur laquelle il n'y a pas lieu d'insister.

Les mêmes faits se reproduisent dans le *Passiflora lutea*. Les quelques différences qui existent entre le *Passiflora lutea* et le *Passiflora corulea*, sont peu importantes et n'influent d'ailleurs en aucune façon sur le résultat final.

Je ne veux pas prolonger outre mesure cette énumération qui pourrait devenir fastidieuse. Les quelques exemples que j'ai cités me semblent suffire, surtout si j'y ajoute qu'ayant examiné des Cupulifères et, en particulier, le *Corylus Avellana*, des Bétulinées, notamment le *Betula alba* et l'*Alnus incana*, des Géraniacées, des Papilionacées, etc., j'ai toujours observé les mêmes faits. Je pourrais donc déjà, ce me semble, conclure et établir, d'après tous ces exemples, une définition de la stipule basée sur l'origine des faisceaux stipulaires; mais, comme on pourrait dire que dans le choix des plantes que j'ai étudiées, j'ai été servi par un hasard heureux, je ne crois pas inutile de montrer que, même dans les cas les moins favorables, les faisceaux stipulaires ne sont jamais que des dérivations de faisceaux foliaires.

Dans son traité d'*Anatomie comparée*, M. de Bary (1) dit qu'*ordinairement* le système vasculaire des stipules dérive des faisceaux foliaires; mais il cite, d'après M. Nägeli (2) et Hanstein (3), les Rubiacées comme s'écartant du type général et les Violettes, le Houblon et le Platane comme faisant

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, Leipzig, 1877.

(2) Nägeli, *Beitr. zur wissenschaft. Bot.*, t. I, p. 75, 92, 114.

(3) Hanstein, *Ueber gürtelförmige Gefässtrangverbindungen* (*Abhandl. d. Berliner Academie*, 1857, p. 77).

exception à la règle. Dans les Violettes et le Houblon, ce seraient les faisceaux foliaires latéraux tout entiers qui se rendraient aux stipules, en contractant toutefois anastomose avec le faisceau médian. Dans le Platane, les faisceaux foliaires extrêmes tout entiers et une dérivation des latéraux moyens pénétreraient dans la stipule. Il en résulterait que, dans certains cas, les faisceaux stipulaires pourraient provenir directement du cylindre central.

Je ne dis pas que cela ne se rencontre pas chez certaines plantes ; je prouverai même, dans le chapitre II, que la chose est possible, sinon réalisée ; mais je crois aussi que ces exceptions, si elles existent, sont en petit nombre. En tout cas, celles qui ont été signalées plus haut me semblent résulter d'une interprétation inexacte des faits. Je pense qu'il ne restera plus aucun doute lorsque j'aurai examiné successivement les exemples cités par M. de Bary.

Je ne m'occuperai pas ici des Rubiacées, leur étude devant faire l'objet d'un paragraphe spécial ; je me contenterai, pour le moment, d'examiner les Violettes, le Houblon et le Platane.

Violariées. — Mes observations ont porté surtout sur le *Viola tricolor*, le *Viola striata* et le *Viola elatior*, ce dernier étant explicitement cité par M. de Bary. J'ai partout trouvé une organisation identique à celle du *Viola tricolor* représentée par la figure 4 (p. 7). En étudiant de près cette figure, on se rend facilement compte de ce qui a causé l'erreur de ceux qui croient que le faisceau foliaire latéral se rend tout entier dans la stipule en contractant toutefois anastomose avec le faisceau médian. Il est, en effet, facile de regarder le faisceau S comme le faisceau principal, et le faisceau L comme une simple anastomose entre le faisceau médian M et le faisceau latéral S. Je ne crois pas que cette manière de voir doive être adoptée. Il arrive, en effet, fréquemment que les faisceaux foliaires latéraux se réunissent au faisceau médian avec lequel ils forment une masse vasculaire unique d'où partent ensuite les faisceaux du pétiole. Les Cucurbitacées nous offrent un exemple remarquable de cette

manière d'être. D'ailleurs, dans la figure 5 (p. 8) qui représente le *Passiflora cerulea*, on voit très nettement le faisceau foliaire latéral venir s'unir à des rameaux issus du faisceau médian pour former ensuite un certain nombre de faisceaux pétiolaires, et cependant jamais personne n'a eu l'idée de regarder le faisceau S_1 comme un foliaire latéral se rendant à la stipule et L comme une anastomose entre S_1 et le faisceau médian M. Au contraire, M. de Bary cite les *Passiflora* comme ayant des stipules normales. Or il m'est impossible de voir la moindre différence entre l'organisation de la stipule des *Passiflora* et celle de la stipule des *Viola*.

On voit donc qu'il est très facile de faire rentrer les *Viola* dans le type général ; il suffit, pour cela, de considérer le faisceau L (fig. 4, II) comme le faisceau foliaire latéral et le faisceau S comme une ramification de L, interprétation qui n'a rien que de très légitime.

Humulus Lupulus. — Le Houblon présente une complication plus grande ; cependant, là encore, on constate assez facilement que le système vasculaire de la stipule est une dépendance des faisceaux foliaires. En effet, le Houblon a ses feuilles opposées. Chaque feuille est accompagnée de deux stipules distinctes entre elles, mais soudées deux à deux avec les stipules de l'autre feuille. Les stipules qui présentent cette disposition sont dites *connées* en Botanique descriptive.

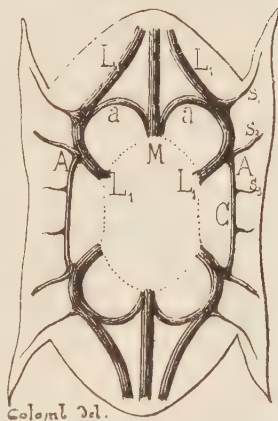


Fig. 6.

Une feuille (fig. 6) reçoit du cylindre central un faisceau médian M et deux latéraux L_1 . Au point A, c'est-à-dire très près du point où il émerge du cylindre central, le faisceau L_1 envoie dans la stipule une ramification S_2 , située exactement dans le prolongement de L_1 .

Du même point A se détache un arc C d'anastomose éta-

blissant la communication entre les faisceaux latéraux des deux feuilles opposées. C'est de cet arc C que naissent les autres faisceaux stipulaires, sauf toutefois le faisceau S_1 qui provient, comme S_2 , directement du faisceau foliaire L_1 .

Il est facile de découvrir le mode de formation de cet arc C ; il suffit pour cela de considérer la figure représentant le *Passiflora cerulea* (fig. 5, II). Supposons que, dans ce *Passiflora*, les feuilles soient opposées et les stipules connées comme dans le Houblon. Les deux faisceaux C des deux feuilles opposées, marchant à la rencontre l'un de l'autre, se rejoindront nécessairement et constitueront par leur soudure un arc d'anastomose analogue à l'arc C du Houblon. Mais l'analogie entre les deux plantes ne s'arrête pas là. On remarque dans le Houblon une anastomose a entre le faisceau L_1 et le faisceau M. Dans le *Passiflora cerulea* le faisceau L_1 se bifurque et sa branche interne a va s'anastomoser avec un petit faisceau, provenant de la trifurcation du faisceau M. Un simple coup d'œil jeté sur la figure 6 montre que l'anastomose a existant entre les faisceaux foliaires du Houblon peut être considérée comme ayant la même signification que le faisceau a du *Passiflora*. L'analogie entre ces deux plantes est donc trop grande pour que je ne puisse pas être autorisé à dire que, dans le Houblon, le faisceau foliaire latéral principal est le faisceau L_1 , et que les faisceaux stipulaires S_1 , S_2 , S_3 , S_4 et C n'en sont que des dérivations.

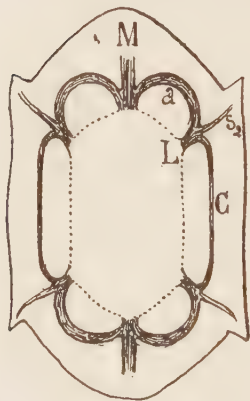


Fig. 7.

Il me reste à montrer comment les auteurs ont pu se tromper sur un exemple aussi net. L'explication en est bien simple : le faisceau L (fig. 7), jusqu'au point où il se bifurque pour donner, d'une part, l'arc a , d'autre part, le faisceau stipulaire S_2 , a une course presque horizontale. A partir de ce point, le faisceau L devient oblique. Il en résulte que

sur une coupe faite un peu trop bas (fig. 7) on ne voit que la

base du faisceau L , le faisceau S_2 et l'arc a . On a donc pu croire que S_2 était le faisceau foliaire lui-même, et l'arc a une simple anastomose entre le faisceau foliaire latéral L S_2 et le faisceau médian M .

Les explications que j'ai données montrent qu'il n'en est rien et que le Houblon, au point de vue de l'origine de ses faisceaux stipulaires, rentre de la façon la plus complète dans la règle générale.

Platanus vulgaris. — Dans le Platane les feuilles sont isolées sur les différents nœuds de la tige. Les deux stipules, soudées entre elles, enveloppent complètement la tige, au-dessus du nœud, d'une collerette évasée par le haut et ayant un bord festonné. Sept faisceaux (fig. 8) se détachent du cylindre central : un médian M , et six latéraux désignés sur la figure par la lettre L . Presque au sortir du cylindre central, le faisceau L_3 émet un rameau S_1 : c'est le premier stipulaire; puis, s'incurvant, il distribue sur son trajet les autres faisceaux stipulaires et va se juxtaposer au faisceau L_2 avec lequel il entre dans la gaine.

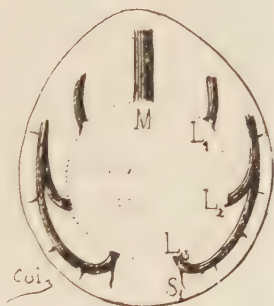


Fig. 8.

Il est évident que si l'on considère S_1 comme le faisceau principal, le faisceau foliaire extrême L_1 se rend tout entier dans la stipule. Tel n'est pas mon avis. Je n'insiste pas cependant sur le cas des Platanes, car nous verrons par la suite que la stipule du Platane est une forme de passage.

Étant donné le nombre déjà considérable des plantes observées par les divers auteurs et par moi-même; étant donné, en outre, que dans toutes ces plantes, y compris celles autrefois signalées comme exceptionnelles, les choses se passent partout de la même façon au point de vue de l'origine des faisceaux stipulaires, il semble légitime de généraliser.

Je propose donc de nommer *stipule* tout appendice inséré

sur la tige et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires. Ces dérivations se produisent toujours de très bonne heure, c'est-à-dire avant que les faisceaux foliaires soient sortis de l'écorce.

En sciences naturelles, il n'existe pas de règle absolue. Aussi n'ai-je pas la présomption de penser que la définition que je donne de la stipule renferme tous les cas possibles. Cependant je la crois assez générale parce que les stipules vraies qui pourront être étudiées par la suite et qui ne rentreront pas dans la règle générale seront en très petit nombre. J'espère d'ailleurs, dans le chapitre suivant, montrer comment s'est formée la stipule, par quelles phases elle a dû passer avant d'atteindre sa forme définitive, celle que l'on rencontre dans un grand nombre de Dicotylédones.

Les stades de transition et les formes de passage constituent évidemment autant d'exceptions à la règle générale. Mais il devient alors facile de les interpréter et de résoudre ainsi un certain nombre de questions jusqu'à présent restées sans réponse.

CHAPITRE II

COMPARAISON DE LA STIPULE ET DE LA LIGULE

1° EXISTE-T-IL DES STIPULES CHEZ LES MONOCOTYLÉDONES?

Les botanistes ont de tout temps été très divisés sur la question de savoir s'il existe ou n'existe pas de stipules chez les Monocotylédones. Ainsi de Candolle, dans son *Organographie végétale* (1), déclare de la façon la plus formelle que « les stipules n'existent dans aucune plante monocotylédone ». C'est, d'ailleurs, l'opinion d'Ach. Richard (2), qui l'énonce d'une façon tout aussi catégorique.

(1) De Candolle, *Organ. végét.*, t. I, p. 334.

(2) Ach. Richard, *Précis de bot.*, p. 126.

Par contre, et comme nous le verrons lorsque nous étudierons les vrilles des *Smilax*, un certain nombre d'auteurs voient dans ces vrilles des stipules modifiées.

M. Prillieux (1), dans une étude sur l'*Althenia filiformis*, s'exprime ainsi : « Immédiatement au-dessus de la ligne d'insertion des feuilles se voient de petits filaments, d'ordinaire au nombre de deux, et situés, l'un à droite, l'autre à gauche de la feuille ; ils sont uniquement formés de cellules allongées dans le sens de la longueur de ces petits organes.

« Je ne puis hésiter à y voir des stipules. »

Puis il ajoute pour apporter un argument de plus à sa manière de voir : « M. Irmisch a observé des organes semblables, bien qu'un peu différents de forme, dans les Potamées qu'il a étudiées et, sans vouloir se prononcer sur leur signification, leur a donné le nom de squamules intra-vaginales. Ces squamules me paraissent tout à fait analogues à des stipules très petites que l'on a maintes fois décrites dans d'autres plantes, et je citerai en particulier celles des Crucifères comme tout à fait comparables à celles des Potamées. »

A la suite de cette communication, faite à la Société botanique, M. Duchartre ayant fait remarquer que l'on doutait encore de la présence de stipules chez les Monocotylédones, M. Cosson affirma que la stipule intraire est très évidente chez les *Potamogeton*.

L'année suivante, M. D. Cauvet (2) entreprit de montrer que M. Prillieux était parfaitement en droit de conserver son opinion et de considérer comme des stipules les petits filaments situés à droite et à gauche du point d'insertion de la feuille de l'*Althenia filiformis*. Pour cela, il rechercha s'il n'y aurait pas parmi les Monocotylédones des espèces possédant des appendices analogues à ceux de l'*Althenia* et qui fussent incontestablement des stipules. Il crut les trouver dans les vrilles des *Smilax*, dans les appendices « durs, grêles, très courts, le plus souvent recourbés vers le bas, » qui accompa-

(1) Ed. Prillieux, *Bull. Soc. bot.*, 1864, t. XI, p. 222.

(2) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, 1865, t. XII, 240.

gnent la feuille du *Tamus communis*, occupent la place de stipules latérales et sont, d'après Vaucher (1), les analogues des vrilles des *Smilax*.

Cette étude de M. Cauvet suscita un certain nombre d'observations parmi lesquelles je signalerai celle de M. Cosson, qui déclara n'avoir jamais trouvé chez les Monocotylédones que des stipules intraires toujours analogues à la préfeuille qui avorte quand la stipule est développée. D'autre part, M. Van Tieghem (2) admet très bien que les Monocotylédones puissent avoir des stipules. Pour lui, la piléole de l'embryon des Graminées est une stipule, la ligule des Graminées est une stipule axillaire surélevée, et les Potamées sont considérées par lui comme ayant une double stipule axillaire. Nous aurons, d'ailleurs, l'occasion de revenir sur ce point lorsque nous ferons l'étude spéciale de la ligule.

En présence de tant d'opinions contradictoires, je suis autorisé à regarder la question comme non complètement résolue et, par conséquent, à la reprendre en m'appuyant sur la définition que j'ai établie dans la première partie de ce travail.

Je commencerai mon étude par l'examen du *Tamus communis*, cité par M. Cauvet (3) comme possédant des stipules glandulaires. Dans cette plante, on trouve de chaque côté du point d'insertion de la feuille un petit organe cylindrique qui occupe, en effet, la place occupée habituellement par la stipule. Mais nous avons vu en commençant que ce caractère ne suffisait pas pour déterminer la nature stipulaire d'un organe. Or, lorsqu'on examine une coupe de cet appendice, on remarque qu'il ne renferme jamais la moindre trace de faisceau. Il est exclusivement constitué par un parenchyme formé de cellules allongées dans le sens longitudinal et semble être un simple prolongement du parenchyme du cous-

(1) Vaucher, *Histoire physiologique des plantes d'Europe*.

(2) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 318, et *Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées* (*Ann. sc. nat., Bot.*, 5^e s., t. XV).

(3) Cauvet, *loc. cit.*

sinet sur lequel s'insère la feuille. L'absence de faisceaux ne nous permet donc pas de nous prononcer avec quelque certitude sur la nature de cette émergence. M. Cauvet, qui tient à y voir des stipules, invoque à l'appui de son opinion, celle de Norman sur les stipules glandulaires des Crucifères. Il eût pu faire remarquer aussi qu'il existe parmi les Dicotylédones des stipules en massue dont la forme extérieure rappelle tout à fait celle des organes en question. Je n'en citerai comme exemples que les stipules des *Sambucus* et celles des *Impatiens*. Les unes et les autres sont bien des stipules, car elles renferment des faisceaux dérivant incontestablement des faisceaux foliaires. Mais, si je ne crois pas qu'il soit possible d'affirmer qu'un organe est une stipule parce qu'il en occupe la place, je ne puis non plus admettre qu'on s'appuie, dans le même dessein, sur sa ressemblance extérieure avec une autre stipule bien caractérisée.

Où M. Cauvet (1) me semble avoir raison, c'est lorsque, s'appuyant sur l'étude de l'évolution de l'organe, il arrive à l'homologuer avec la vrille des *Smilax*. En effet, au moment où un jeune rameau de *Tamus* sort de terre, ses feuilles sont réduites à de simples écailles qui représentent la gaine. Puis, à mesure que le rameau grandit, ses feuilles s'allongent un peu, s'étranglent à leur sommet, et le limbe commence à apparaître. Au point où le limbe se détache de la gaine, celle-ci forme deux petites oreillettes. Dans les feuilles suivantes, le limbe grandit, les oreillettes sont plus marquées et changent d'aspect, tandis que, au contraire, la gaine se réduit et tend à disparaître. Vers la cinquième écaille, la gaine n'existe plus. Elle est remplacée par une sorte de coussinet qui supporte d'une part la feuille longuement pétiolée, d'autre part les deux organes que M. Cauvet regarde comme des stipules et qui ne sont autres que les oreillettes modifiées de la gaine.

Or les vrilles des *Smilax* ont une évolution semblable. Il

(1) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, 1865, t. XII, p. 257.

n'est donc pas impossible d'assimiler les vrilles en question aux appendices des *Tamus*, d'autant plus que les *Smilax* et les *Tamus* appartiennent à des familles extrêmement voisines. Mais alors la question revient à démontrer que les vrilles du *Smilax* sont des stipules. Nous verrons plus tard si cela est possible.

Asparagus officinalis. — Dans sa communication, faite le 26 mai 1865 à la Société botanique, M. Cauvet cite encore l'*Asparagus officinalis* comme ayant des stipules. Avant M. Cauvet, un certain nombre de morphologistes et, en particulier, Vaucher (1) avaient émis la même opinion. On sait, en effet, que dans l'Asperge, les feuilles sont remplacées par de petites écailles. A l'aisselle de chaque écaille foliaire et de chaque côté du bourgeon, on trouve un appendice foliacé allongé en pointe. C'est cet appendice qu'on a pris pour une stipule. Mais tous les auteurs, et M. Cauvet (2) lui-même, qui a abandonné sa première opinion, sont maintenant d'avis que ces appendices ne sont autres que des rameaux. Il est, du reste, facile de se convaincre, en faisant des coupes successives dans un nœud d'Asperge, que les faisceaux qui se rendent dans ces appendices proviennent tous et incontestablement des faisceaux du bourgeon axillaire. Je n'insiste donc pas; seulement je ferai observer que si j'ai jugé à propos de citer le cas de l'Asperge, c'est pour montrer à quelles erreurs on s'expose lorsqu'on s'appuie, pour déterminer la nature stipulaire d'un organe, sur des caractères tirés de la place que cet organe occupe relativement à la feuille.

Donc, quoi qu'on en ait dit, ni le *Tamus communis*, ni l'*Asparagus officinalis* ne nous donnent la preuve qu'il existe des stipules chez les Monocotylédones.

Après avoir contrôlé les travaux des auteurs sur le *Tamus* et l'*Asparagus*, j'ai abordé l'étude des *Potamogeton* et des *Smilax*, et je me suis heurté à une énigme dont j'ai longtemps en vain cherché le mot. Ce n'est qu'après avoir suivi la marche

(1) Vaucher, *loc. cit.*

(2) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, 1865, t. XII, 257.

des faisceaux dans la gaine et la ligule des Graminées, que j'ai pu me rendre un compte exact de la façon dont les choses se passent. Aussi, pour plus de clarté, commencerai-je par les Graminées.

2^e LIGULE DES GRAMINÉES

Les feuilles des Graminées sont de deux sortes : les unes réduites à de simples écailles insérées sur le rhizome, les autres, rubanées, échelonnées le long du chaume. Ces dernières possédant seules une ligule, c'est d'elles seulement que je m'occuperai.

On sait qu'une feuille de Graminée se compose en général d'une gaine s'insérant tout autour du nœud, d'un limbe et d'une ligule. La gaine, extrêmement développée et fendue suivant l'une de ses génératrices, embrasse le chaume sur une grande longueur. Au point où cette gaine se termine, on remarque deux lames, l'une faisant avec la gaine un angle marqué, c'est le limbe ; l'autre qui se trouve dans le prolongement exact de la gaine, et est ordinairement assez peu développée, c'est la ligule.

Je me propose d'étudier :

- 1^o D'où proviennent les faisceaux qui entrent dans la gaine ;
- 2^o Quelle est la disposition des faisceaux dans la portion terminale de la gaine et quelle est l'origine des faisceaux ligulaires.

1. *Origine des faisceaux de la gaine.* — Quelle que soit la Graminée que l'on étudie, on constate toujours qu'au nœud les faisceaux forment une masse vasculaire rendue très compliquée par de nombreuses anastomoses. Du pourtour du cylindre central se détachent un certain nombre de faisceaux, qui pénètrent dans l'écorce en sortant du cylindre central en direction radiale. Arrivés à la périphérie de l'écorce, ces faisceaux se relèvent verticalement, et la région où se sont rangés ces faisceaux se sépare de la tige pour former la gaine.

De plus, si l'on examine la disposition des faisceaux de la

gaine, on constate qu'ils sont, normalement orientés, le liber en dehors et le bois en dedans et qu'ils offrent une alternance très régulière, un faisceau de grandes dimensions se trouvant toujours entre deux petits.

2. *Ligule*. — Tout ce que l'on sait sur la ligule des Graminées est contenu dans les passages suivants extraits du *Traité de botanique* de M. Van Tieghem : « Chez les Graminées (1), le limbe forme à sa base une lame relevée en manchette, perpendiculairement à sa direction ; on la nomme *ligule*. Quand elle est très développée, la ligule reçoit des nervures du limbe un certain nombre de branches qui la parcourent parallèlement. Elle n'est donc pas autre chose qu'une ramification du limbe à sa base, perpendiculairement à son plan. » Et plus loin (2) : « La ligule aussi ressemble au limbe ; ses nervures proviennent du dédoublement radial de celles du limbe à sa base et sur sa face interne. Comme conséquence de ce dédoublement radial, les faisceaux libéro-ligneux de la ligule sont orientés en sens inverse de ceux du limbe, c'est-à-dire tournent leur liber en dedans ou en dessus, et leur bois en dehors ou en dessous : les faisceaux du limbe et ceux de la ligule se regardent par leur bois. A ce caractère on reconnaîtra toujours une ligule d'avec une double stipule axillaire. »

Il résulte de là : 1° que la ligule est une dépendance du limbe ; 2° que les faisceaux sont *toujours* orientés en sens inverse de ceux du limbe.

Je ne crois pas pouvoir admettre ces conclusions sans faire quelques restrictions, principalement en ce qui concerne la dernière qui me semble beaucoup trop générale. Cependant j'insisterai surtout sur la première, qui, pour l'objet de cette étude, a une importance plus grande.

Pour cela étudions la marche des faisceaux dans la

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 316.

(2) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 823.

portion terminale de la gaine, c'est-à-dire dans la région qui avoisine celle où va se faire la différenciation du limbe. Considérons, par exemple, l'*Arundinaria japonica*, dans lequel la ligule est assez bien développée. Comme dans toutes les Graminées, la gaine de l'*Arundinaria japonica* est parcourue longitudinalement par un certain nombre de faisceaux parallèles entre eux qui, sur une coupe transversale, présentent une alternance très nette, c'est-à-dire qu'il y a toujours un petit faisceau entre deux gros. C'est à ces derniers que Duval-Jouve (1) donnait le nom de *faisceaux primaires*, réservant aux premiers le nom de *faisceaux secondaires*.

Je ne conserve pas ces dénominations, parce que les mots *primaire* et *secondaire* ont actuellement en anatomie végétale

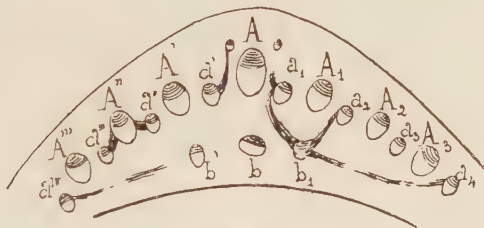


Fig. 9.

un sens précis bien différent de celui que leur attribuait Duval-Jouve.

De distance en distance, des anastomoses transversales relient entre eux les faisceaux de la gaine. Ces anastomoses ont été, pour la première fois, bien décrites par Duval-Jouve(2).

Tous les faisceaux de la gaine sont normalement orientés, c'est-à-dire tournent leur liber en dehors et leur bois en dedans comme le montre la figure 9. Vers la partie supérieure de la gaine apparaît un arc de faisceaux *b*, et dont les trois médians, *b'*, *b*, *b₁*, proviennent presque exclusivement du dédoublement de faisceaux *a*, renforcés peut-être de quelques rares

(1) Duval-Jouve, *Histotaxie des feuilles de Graminées* (Ann. sc. nat., Bot., 6^e sér., t. I, p. 301), et *Étude histotaxique des Cyperus de France*, p. 355.

(2) Duval-Jouve, *Histotaxie des feuilles de Graminées* (loc. cit.).

rameaux détachés des faisceaux Λ . Le faisceau b , par exemple, naît tout entier de a' . Ce dernier s'incline de façon à s'orienter transversalement, le bois tourné vers A' et le liber vers Λ . Cela fait, il se coupe en deux suivant une ligne dirigée de Λ vers A' . La moitié supérieure, reprenant son orientation primitive, reconstitue le faisceau a' . Quant à la moitié inférieure, elle vient en pivotant sur elle-même, de façon à tourner son liber en dehors, se placer en b , juste en face du faisceau Λ . Les faisceaux b_1 et b' , situés respectivement vis-à-vis des faisceaux Λ_1 et A' , naissent, comme le montre la figure, surtout aux dépens des faisceaux a .

Puis les anastomoses transversales, semblables à celles qui

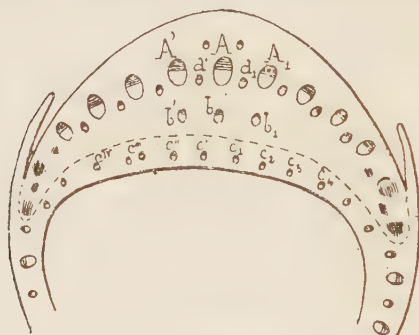


Fig. 10.

ont produit les faisceaux b_1 et b' , deviennent plus abondantes, plus rapprochées. Il en résulte au sein du parenchyme, dans la région occupée par les faisceaux b , une masse confuse, un véritable diaphragme vasculaire très analogue à ceux que l'on observe dans les lacunes des Graminées aquatiques. La marche des faisceaux dans ce diaphragme est très difficile, sinon impossible à suivre ; mais un peu plus haut les choses s'éclaircissent : les trois faisceaux b' , b , b_1 qui apparaissent, comme on l'a vu, dès le début de la formation du diaphragme, persistent au-dessus de celui-ci (fig. 10). D'autres faisceaux, que je désigne par la lettre c et qui sont nés du diaphragme, se disposent sur une ligne parallèle au bord ventral de la gaine ; c'est-à-dire que l'ensemble de ces faisceaux c figure un arc interne

aux deux premiers arcs Aa et b', b, b_1 ; on peut en outre remarquer que les faisceaux d'un arc sont toujours situés vis-à-vis des intervalles qui séparent les faisceaux de l'arc qui le précède immédiatement, à condition de regarder, ce qui est vrai, les faisceaux a comme formant un arc interne à l'arc des faisceaux A .

Revenons aux faisceaux c . D'abord peu nombreux et n'occupant que la partie médiane de la face ventrale de la gaine, leur nombre ne tarde pas à s'accroître par l'adjonction de nouveaux faisceaux provenant du dédoublement dans le sens radial des faisceaux latéraux de la gaine qui n'ont pas pris part à la formation du diaphragme vasculaire dont il a été question.

Or remarquons que le rayon de courbure de l'arc des faisceaux c étant plus grand que le rayon de courbure de l'arc des faisceaux a , ces deux arcs doivent finir par se couper quelque part. C'est, en effet, ce qui arrive.

Il va dès lors nous être facile d'expliquer quels sont les faisceaux qui vont dans le ligule, quels sont ceux qui se rendent dans le limbe.

La ligne de séparation de la ligule est marquée sur la figure 10 par une courbe ponctuée; on voit qu'elle passe entre les faisceaux b et les faisceaux c . Arrivée au point où l'arc des faisceaux c rencontre l'arc des faisceaux Aa , cette ligne passe derrière les faisceaux A et remonte de façon à se terminer dans le fond de l'échancrure qui s'est produite sur la face dorsale de la gaine. Il en résulte que la ligule reçoit :

- 1° Tous les faisceaux c ;
- 2° Les faisceaux tout à fait marginaux de la gaine.

Résumé. — La marche des faisceaux dans la partie supérieure de la gaine est donc la suivante : les faisceaux médians de la gaine donnent naissance, du côté interne, à de nombreuses ramifications qui, s'anastomosant, forment un diaphragme vasculaire.

Ce diaphragme produit deux séries parallèles de faisceaux.

La série externe (*b*) entre dans le limbe, la série interne (*c*) se rend dans la partie médiane de la ligule.

Les faisceaux latéraux de la gaine, qui n'ont pas pris part à la formation du diaphragme, produisent, par leur dédoublement, les faisceaux ligulaires latéraux. Quant aux faisceaux marginaux de la gaine, ils entrent directement dans la ligule et deviennent, par conséquent, les ligulaires marginaux.

Une première conclusion à tirer de là, au moins en ce qui concerne l'*Arundinaria japonica*, c'est que la ligule n'est pas une dépendance du limbe provenant de son dédoublement tangentiel, mais un simple prolongement de la gaine, puisque ses faisceaux sont tous ou bien des dérivations empruntées aux faisceaux de la gaine bien avant que le limbe ait commencé à se différencier, ou bien des faisceaux mêmes de la gaine. J'aurai d'ailleurs l'occasion de revenir sur ce point, auquel j'attache une certaine importance.

Mais il y a plus : si l'on examine attentivement les faisceaux ligulaires de l'*Arundinaria japonica*, on arrive facilement à se convaincre que *tous sont normalement orientés*, c'est-à-dire que *tous tournent*, comme les faisceaux de la gaine et du limbe, *leur liber en dehors et leur bois en dedans*, contrairement à ce que l'on enseignait jusqu'à présent. Cette orientation normale des faisceaux s'explique, du reste, très facilement si l'on admet, comme j'ai essayé de le démontrer, que la ligule n'est pas une ramification du limbe dans son plan, mais un simple prolongement de la gaine.

Ces conclusions sont-elles générales ou tout au moins s'appliquent-elles à des Graminées autres que l'*Arundinaria japonica*?

Les Graminées ayant une ligule assez développée pour être parcourue par un système de vaisseaux sont relativement assez rares. Le plus souvent, la ligule est uniquement parenchymateuse. Le Riz (*Oryza sativa*) a cependant une feuille nettement ligulée, et j'ai pu constater qu'il y a parallélisme complet, sous le rapport de la disposition du système vasculaire, entre la

ligule du Riz et la ligule de l'*Arundinaria japonica*. C'est ce que je vais examiner avec quelques détails.

Comme dans toutes les autres Graminées, la gaine de la feuille de l'*Oryza sativa* reçoit de tout le pourtour du cylindre central de la tige un certain nombre de faisceaux qui se disposent côte à côte sur la face externe ou dorsale de la gaine, de façon que les petits et les gros faisceaux alternent régulièrement. Cette gaine est fendue longitudinalement suivant une de ses génératrices et, du côté diamétralement opposé à la fente, le parenchyme, très lacuneux, devient plus abondant, plus épais, et détermine la formation d'une côte fortement saillante dont je représente une coupe sur la figure 11. Des anastomoses transversales existent de temps à autre entre les faisceaux voisins,

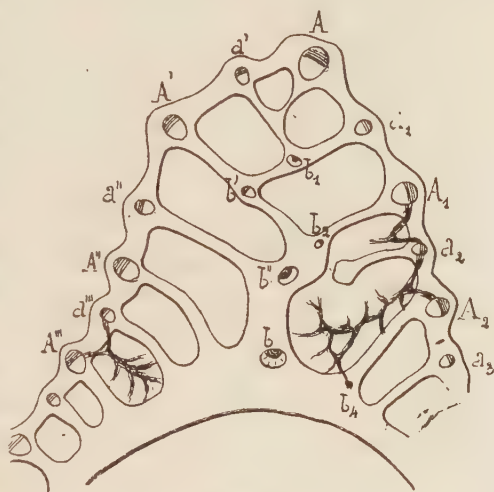


Fig. 11.

et, de plus, de nombreux diaphragmes vasculaires partagent les lacunes en étages successifs. On voit sur la figure 11 l'un de ces diaphragmes provenant des faisceaux a_2 et A_2 et un autre dans la lacune correspondant aux faisceaux A''' et a''' . Les faisceaux b sont les vestiges de quelques-uns de ces diaphragmes. Beaucoup de diaphragmes, en effet, disparaissent sans laisser de traces, mais d'autres donnent naissance à des faisceaux qui, montant verticalement dans la côte dorsale de la gaine, se placent au point de croisement des travées cellulaires qui circonscrivent les lacunes. La figure 11 montre le faisceau b_1 se formant aux dépens d'un rameau du diaphragme produit par A_2 et a_2 .

rencontre l'une de l'autre dans l'espace compris entre les faisceaux *b* et les faisceaux *c*, finissent par se rejoindre, et la ligule devient libre sur toute son étendue.

On voit que, jusqu'à présent, il existe entre la façon dont prend naissance la ligule de l'*Oryza sativa* et celle dont se constitue la ligule de l'*Arundinaria japonica*, un parallélisme complet : dans les deux cas, des diaphragmes vasculaires produisent deux séries de faisceaux disposés sur deux cercles concentriques. Le cercle externe (*b*) est destiné au limbe, et le cercle interne (*c*) est formé par les faisceaux ligulaires.

Si maintenant nous examinons la figure 13 qui représente, dessiné à la chambre claire, un faisceau de la ligule de l'*Oryza sativa*, nous voyons que, contrairement à ce que l'on enseigne, ce faisceau est exactement orienté de la même façon qu'un faisceau de la gaine : le bois tourné du côté interne et le liber du côté externe. Donc, aussi bien au point de vue de l'orientation des faisceaux ligulaires que de leur mode de formation, tout ce que nous avons dit de l'*Arundinaria japonica* est absolument applicable à l'*Oryza sativa*.

Ces deux exemples suffisent pour nous montrer comment, dans le cas où la ligule possède des faisceaux médians, ces faisceaux naissent par dédoublement interne des faisceaux de la gaine.

Qu'on me permette d'interrompre un instant l'étude de la ligule des Graminées. Je la reprendrai plus tard. Mais

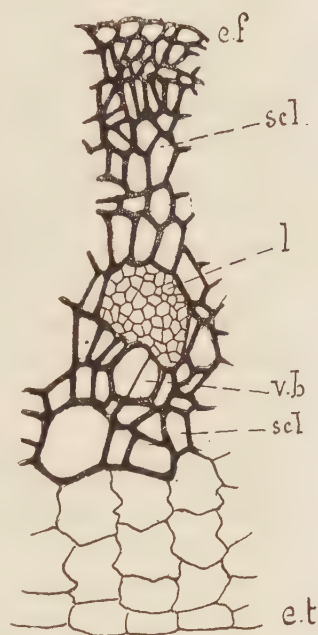


Fig. 13.
ef, épiderme externe; *scl*, sclérenchyme; *l*, liber; *vb*, vaisseau du bois; *et*, épiderme interne.

les notions que nous venons d'acquérir nous permettant de résoudre complètement, du moins je l'espère, le problème de la vrille des *Smilax*, je crois que l'exposition gagnera en clarté si j'aborde ce problème, alors que les faits que je viens de relater sont encore présents à l'esprit du lecteur.

3° APPLICATION A L'ÉTUDE DE LA VRILLE DES SMILAX

1. *Historique.* — Dans le *Smilax aspera* on trouve de chaque côté du pétiole, au point où celui-ci se rattache à la gaine, un appendice plus ou moins long, contourné en vrille. Ces vrilles ont de tout temps préoccupé les botanistes, et en particulier les morphologistes, et leur nature a été l'objet de nombreuses controverses. Trois interprétations principales ont été mises en avant : on a vu successivement dans les vrilles des *Smilax* : 1° des stipules ; 2° les folioles inférieures d'une feuille trifoliolée ; 3° le produit d'un dédoublement latéral du pétiole.

De Mohl (1), Lindley (2), Link (3), Aug. Saint-Hilaire (4), Le Maout (5) et M. Duchartre (6) regardent les vrilles des *Smilax* comme les *folioles latérales d'une feuille composée*. Mirbel (7) pense qu'elles sont le résultat de la *métamorphose d'une stipule* et les appelle des *vrilles stipuléennes*. Cette opinion est partagée par Treviranus (8), Seringe (9), de Candolle (10), M. Trécul (11), qui leur donnent le nom de *vrilles stipulaires*, par Lestiboudois (12), qui les désigne

(1) De Mohl, *Ueber d. Bau und d. Wind. d. Ranken*, p. 41.

(2) Lindley, *Introd. to bot.*, 2^e éd., p. 118.

(3) Link, *Elem. Phil. bot.*, 2^e éd., t. I, p. 478.

(4) Aug. de Saint-Hilaire, *Leçons de bot.*, p. 170 et 854.

(5) Le Maout, *Atl. de bot.*, p. 23.

(6) Duchartre, Art. VRILLES, du *Dict. univ. d'hist. nat.*

(7) Mirbel, *Élém. de physiol. et de bot.*, 2^e part., p. 680.

(8) Treviranus, *Physiol. der Gew.*, t. II, p. 138.

(9) Seringe, *Élém. de bot.*, p. 175.

(10) De Candolle, *Théor. élément.*, 3^e éd., p. 321.

(11) Trécul, *Ann. sc. nat., Bot.*, 3^e sér., t. XX, p. 295.

(12) Lestiboudois, *Comptes rendus*, t. XLV, p. 79, 20 juillet 1857, et *Bull. Soc. bot.*, t. IV, p. 745.

sous le nom de *stipules cunéiformes*, et par M. Cauvet (1),

M. Clos (2) se refuse à voir dans ces vrilles soit des folioles, soit des stipules. Il les considère comme formées par un *double prolongement latéral des éléments cellulo-vasculaires du pétiole*. Cependant je dois ajouter qu'il dit explicitement (3) : « Plusieurs morphologistes considèrent la ligule des Graminées comme formée par un simple prolongement de certains éléments anatomiques de la gaine. C'est dire assez qu'à ce point de vue cet organe a son analogue dans la vrille des *Smilax*. » Malheureusement M. Clos semble être revenu plus tard sur cette idée, qui, à mon avis, est la bonne, puisqu'il écrit : « Les vrilles des *Smilax* m'ont paru de simples prolongements *sans signification morphologique* des faisceaux fibro-vasculaires du pétiole (4). »

Je crois que M. Clos a parfaitement raison quand il dit que les vrilles des *Smilax* ne sont ni des folioles ni des stipules.

En effet, aux botanistes qui veulent que ces appendices soient des stipules, on peut répondre que « ordinairement une espèce qui a des stipules à la partie inférieure de sa tige en offre dans toute sa longueur (5) ». Or les vrilles des *Smilax* manquent souvent à certaines feuilles, que rien de plus ne distingue des autres (6).

À ceux qui regardent ces vrilles comme des folioles, on peut faire remarquer combien les feuilles réellement composées sont rares dans la classe des Monocotylédones, auxquelles même Aug. de Saint-Hilaire les refuse (7), et qu'en tout cas la famille des Smilacées, à laquelle appartiennent les *Smilax*, n'en offre pas d'exemple.

Ces arguments, s'ils ne sont pas décisifs, ont bien quelque

(1) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, t. XII, 1865, p. 240 et 257.

(2) Clos, *Bull. Soc. bot.*, t. IV, p. 984.

(3) Clos, *loc. cit.*, t. IV, p. 987, ligne 6.

(4) Clos, *loc. cit.*, t. XXVI, p. 154.

(5) Aug. de Saint-Hilaire, *Leçons de bot.*, p. 186.

(6) Clos, *Bull. Soc. bot.*, t. IV, p. 986, et Labillardière, *Sertrum austro-caled.*, p. 17 et 18.

(7) Aug. de Saint-Hilaire, *loc. cit.*, p. 159 et 182.

valeur, et M. Clos (1) n'a pas manqué de les invoquer. Malheureusement, la solution en quelque sorte négative qu'il propose ne pouvait guère satisfaire les botanistes. Aussi la question reste-t-elle pendante.

Je me propose de démontrer que les vrilles des *Smilax* résultent du dédoublement d'une ligule.

2. *La vrille des Smilax est une dépendance de la gaine.* — M. Cauvet, qui, à différentes reprises, s'est occupé de la vrille des *Smilax*, avait admis d'abord (2), sur la foi de Vaucher (3), que les vrilles sont indépendantes de la gaine. Il revient un peu plus loin (4) sur cette opinion, qu'il reconnaît être inexacte; « car, dit-il, si l'on veut les détacher mécaniquement (les vrilles), on entraîne une partie de la gaine ». Cette raison ne mériterait pas d'être rappelée, si l'auteur ne l'avait appuyée d'autres, qui me semblent meilleures.

Étudiant, en effet, le développement de la feuille dans le bourgeon terminal d'un jeune rameau encore dépourvu de vrilles, il remarque que chez les jeunes feuilles le rudiment de la vrille naît *sur la gaine même*, à une distance appréciable de l'origine du pétiole; et ce n'est que lorsque la feuille vieillit que la gaine, d'abord relativement très grande, diminue d'importance, en même temps que grandit la vrille. La portion de gaine qui séparait primitivement la vrille du pétiole devenant de plus en plus petite, la vrille finit par s'insérer directement sur le pétiole.

Ces raisons d'ordre purement morphologique suffiraient à elles seules pour prouver que la vrille étant une production de la gaine, ne peut être une foliole; mais l'étude anatomique de l'organe va vous révéler quelque chose de plus.

Les figures 14, 15, 16, 17, 18 représentent des sections transversales de la gaine faites à différentes hauteurs, depuis la partie inférieure de la gaine jusqu'au point où le pétiole et les

(1) Clos, *Bull. Soc. bot. (loc. cit.)*.

(2) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, t. XII, p. 240.

(3) Vaucher, *Histoire physiologique des plantes d'Europe*.

(4) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, t. XII, p. 259.

vrilles se séparent. Étudions successivement ces figures.

La figure 14 nous fait voir que les faisceaux de la gaine sont disposés le long d'un arc unique, et qu'ils présentent cette alternance si nette que nous avons rencontrée dans la gaine des Graminées. Il y a cependant entre les *Smilax* et les Graminées une différence qui réside dans la structure du faisceau lui-même. Le faisceau des Graminées se montre, en effet, formé de deux gros vaisseaux ponctués placés latéralement vis-à-vis l'un de l'autre, parallèlement à la face inférieure du limbe ;

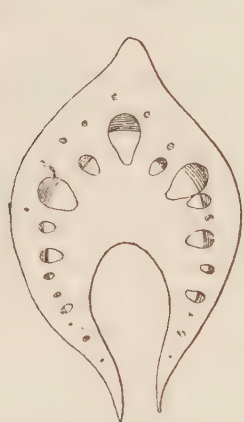


Fig. 14.

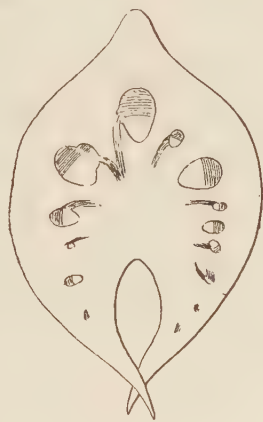


Fig. 15.

D'un groupe de très petits vaisseaux réticulés et ponctués, séparant les deux premiers ;

D'un groupe de tissu grillagé placé au-dessus des deux premiers.

Chez les *Smilax*, il y a entre le bois et le liber, dans chaque faisceau, toute une zone de bois non lignifié, qui, par conséquent, ne se colore pas en rouge par la fuchsine ammoniacale ; et comme souvent le bois du faisceau se réduit à cette zone, qui même peut à son tour disparaître, il arrive que parfois on suit très difficilement la course des faisceaux. Pour simplifier l'exposition, lorsqu'il m'arrivera de rencontrer un faisceau réduit à son liber, soit seul, soit accompagné de bois non lignifiés, je lui donnerai le nom de *faisceau incomplet*.

Sur la figure 15, on remarque que l'alternance de faisceaux,

si bien marquée sur la figure 14, n'existe plus. Il y a ici une dissymétrie due à la disparition de quelques-uns des petits faisceaux intercalaires de la partie gauche de la section. Mais cette dissymétrie est plus apparente que réelle, attendu que si l'on suit pas à pas, comme je l'ai fait, la marche des faisceaux depuis la section représentée par la figure 14 jusqu'à la section représentée par la figure 15, en observant toutes les coupes intermédiaires, on voit que les petits faisceaux se rapprochent peu à peu des gros jusqu'à venir se confondre avec eux par juxtaposition.



Fig. 16.

Ces petits faisceaux, quoique indistincts, existent donc toujours, et c'est d'eux que partent pour la plupart ces ramifications vasculaires représentées sur la figure 15, et qui toutes se dirigent vers le centre de figure de l'arc formé par l'ensemble des faisceaux de la gaine.

La figure 16 nous montre ce que deviennent ces ramifications. Elles donnent naissance, en leur point de convergence, à une masse fibro-vasculaire tout à fait comparable, et comme origine et comme situation, au diaphragme qui existe, et que nous avons signalé dans la région ligulaire de l'*Arundinaria japonica*.

Or, sur cette même figure 16, nous voyons un certain nombre de faisceaux incomplets. *b*, situés entre le diaphragme et les faisceaux de la gaine, et d'autres faisceaux *c*, très rudimentaires, rangés le long de la face interne.

Les faisceaux *b* proviennent les uns directement des faisceaux latéraux de la gaine, les autres du diaphragme lui-même. Quant aux faisceaux *c*, les extrêmes ne sont autres que les faisceaux marginaux de la gaine, le ou les médians sont détachés du diaphragme. On voit (fig. 16) un faisceau *r* dérivé du diaphragme, et qui va former l'un des faisceaux *c*.

Je ne crois pas inutile de faire remarquer ici que l'arc des faisceaux incomplets *c* du *Smilax* a une origine qui ressemble singulièrement à celle des faisceaux ligulaires de l'*Arundinaria japonica*. Mais poursuivons.

Le diaphragme (fig. 17) se divise lui-même en un certain nombre de faisceaux, dont le médian *b'*, incomplet, remonte avec les faisceaux *b* pour aller (fig. 18) former, avec les faisceaux médians de la gaine, devenus plus nombreux parce qu'ils se sont ramifiés, un cercle vasculaire qui entre dans le pétiole.

En même temps, les faisceaux *c'* se partagent en deux groupes. Ces deux groupes se dirigeant, l'un vers la droite, l'autre vers la gauche, vont se réunir aux faisceaux marginaux propres de la gaine et à ce qui reste des faisceaux *c* pour constituer deux cercles vasculaires qui entrent dans les vrilles (fig. 18).

Résumé et conclusions. — Donc, en résumé, chez les *Smilax* il se forme, comme chez l'*Arundinaria japonica*, un diaphragme vasculaire placé dans la concavité de l'arc des faisceaux de la gaine.

Ce diaphragme, toujours comme dans l'*Arundinaria*, donne naissance à deux sortes de faisceaux : les uns se rendent dans la feuille, les autres vont, s'il s'agit de l'*Arundinaria japonica*, dans la ligule, et dans les vrilles s'il s'agit du *Smilax*.

Je crois donc être autorisé à conclure de là que les vrilles



Fig. 17.



Fig. 18.

des *Smilax* et la ligule de l'*Arundinaria japonica* sont des appendices de même nature, c'est-à-dire que *chacune des deux vrilles du Smilax est une demi-ligule*.

Il est facile de se rendre compte, avant de passer à un autre sujet, que ce résultat ne contredit en rien l'opinion de M. Clos, mais qu'il est incompatible avec celle qui consiste à considérer comme une foliole la vrille des *Smilax*.

4^e ÉTUDE DES POTAMÉES

Comme le dit fort bien M. Cosson (1), « le genre *Potamogeton* est, dans l'embranchement des Monocotylées, l'un de ceux chez lesquels la stipule (?) présente les modifications les plus remarquables ». Aussi leur étude trouve-t-elle nécessairement sa place dans ce travail. Je conserve provisoirement à l'organe dont je m'occupe le nom de stipule que lui donne M. Cosson, me réservant de lui en donner plus tard un autre qui lui convienne mieux.

Quel aspect présente cette stipule? Ici je ne puis évidemment mieux faire que de laisser la parole à M. Cosson.

« La stipule, dans la plupart des *Potamogeton*, est constituée par un organe indivis, membraneux, libre, de forme et de longueur variables, inséré à l'aisselle de la feuille, à face supérieure regardant du même côté que la face supérieure de la feuille correspondante, et entourant d'une manière plus ou moins complète la base de l'entré-nœud de la tige...

« Cette stipule axillaire présente, surtout dans les espèces à feuilles pétiolées, deux nervures presque parallèles, saillantes, généralement en forme de carène, placées exactement à la limite du point de contact du pétiole. Assez souvent cette stipule n'est binerviée et bicarénée que dans sa partie inférieure, et quelquefois même elle n'est nullement binerviée. »

Un peu plus loin, M. Cosson revient, pour y insister, sur la place qu'occupent toujours, lorsqu'elles existent, les deux

(1) Cosson, *Note sur la stipule et la préfeuille dans le genre Potamogeton* (Bull. Soc. bot., t. VII, 1860, p. 715).

nervures de la stipule : « La stipule des *Potamogeton*, lorsqu'elle est binerviée, dit-il, présente si exactement chacune de ses deux nervures sur les points situés à la limite de son contact avec le pétiole, qu'on ne saurait révoquer en doute l'influence exercée par ce contact. »

Anatomie. — Passons maintenant à l'étude anatomique de quelques espèces. Celles que j'ai surtout examinées sont le *Potamogeton natans* et le *Potamogeton polygonifolium*.

Une section transversale de la tige montre que celle-ci est formée par un cylindre central de faible diamètre entouré d'une écorce épaisse et très lacuneuse. Des coupes faites de plus en plus près du nœud font voir que le cylindre central grossit dans la proportion de 1 à 2, tandis que l'écorce qui, tout le long de l'entre-nœud, avait sur tout son pourtour la même épaisseur, devient, sur l'une de ses faces, beaucoup plus épaisse que partout ailleurs (fig. 19). Cet épaississement de l'écorce indique le point sur lequel s'insérera la feuille.

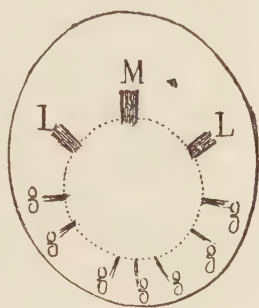


Fig. 19.

En même temps de nombreuses anastomoses s'établissent entre les faisceaux de la tige et donnent naissance à une masse vasculaire compliquée, presque inextricable, tout à fait comparable à celle que l'on observe chez les Graminées dans les planchers nodaux qui partagent le chaume fistuleux en chambres successives.

De cette masse vasculaire et sur tout son pourtour partent en rayonnant (fig. 19) des faisceaux qui augmentent graduellement d'importance à mesure qu'ils se rapprochent davantage de la région où doit se trouver la feuille. Si l'on compare ce mode d'origine de faisceaux *g*, *L* et *M* à la façon dont prennent naissance les faisceaux de la gaine des Graminées, on constate une singulière analogie, et même l'analogie est telle, qu'il est presque inutile d'aller plus loin pour être convaincu que ces faisceaux se rendent dans une gaine.

En effet, les faisceaux *g*, après un court trajet horizontal, se relèvent verticalement lorsqu'ils ont atteint la périphérie de l'écorce et immédiatement la partie périphérique dans laquelle se sont rangés les faisceaux *g* se sépare du reste de l'écorce. Les bords marginaux de la gaine sont alors complètement isolés (fig. 20).

Or la portion de gaine comprise entre le nœud et le point d'attache du limbe, partie qui, chez les Graminées, est très développée, est ici très réduite. Il en résulte que les faisceaux *L* et *M*, au lieu de demeurer verticaux pendant quelque temps comme les faisceaux *g* pour obliquer ensuite et entrer dans la

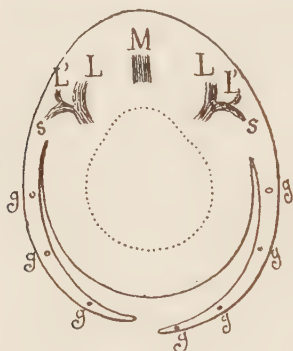


Fig. 20.

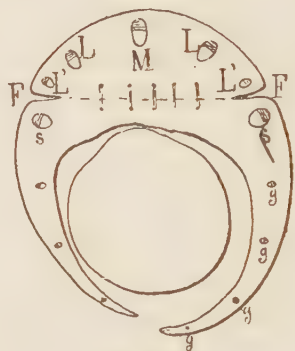


Fig. 21.

feuille, oblique tout de suite pour se rendre dans le pétiole (fig. 20).

Deux importantes dérivations *S* des faisceaux *L* reviennent en arrière et se placent dans le prolongement de l'arc formé par les faisceaux *g* (fig. 21) pendant que la gaine achève de s'isoler complètement de la tige. Enfin, une fente *F* s'amorce à droite et à gauche et le pétiole, différencié, ne tarde pas à devenir indépendant, tandis que la *stipule axillaire* (Cosson), se prolongeant fort au-dessus du point d'attache du pétiole, sert d'organe protecteur au bourgeon axillaire.

Ce que l'on observe dans le *Potamogeton polygonifolium* est identique à ce que je viens de décrire chez le *Potamogeton natans*. Je ne ferai donc pas de répétitions inutiles.

Identité de l'organe axillaire des Potamogeton et de la ligule des Graminées.

Je rappelle en quelques mots les résultats auxquels je suis arrivé à la suite de l'étude de la ligule faite dans le second paragraphe de ce chapitre.

Si, avec la généralité des botanistes, nous appelons *ligule*, la languette qui prolonge, chez les Graminées, la gaine au-dessus du point d'insertion du limbe, nous remarquons que cette ligule est formée au moins de deux parties : 1° ses bords, qui ne sont que les bords de la gaine elle-même avec ses vaisseaux propres ; 2° sa portion médiane dont les faisceaux sont dus à des ramifications du côté interne des faisceaux de la gaine qui se rendent dans le limbe.

Mais, dans la grande généralité des cas, la portion moyenne de la ligule ne renferme pas de faisceaux, même lorsque la ligule est très développée, comme, par exemple, dans le *Psamma arenaria*, où, selon Duval-Jouve (1), elle peut atteindre une longueur de 4 centimètres ; car dans ce cas les deux nervures ligulaires que signale cet auteur sont dues à de simples faisceaux de sclérenchyme. Il semble donc que cette partie médiane n'ait qu'une importance médiocre et soit seulement destinée à combler tant bien que mal le vide laissé dans la gaine par l'isolement du limbe. Peut-être aussi, comme le veut M. Cosson (2), l'absence de faisceaux est-elle due à la compression que cette partie subit dans le bourgeon, entre la tige d'une part et la feuille de l'autre. Toujours est-il que les faisceaux manquent la plupart du temps.

Ces deux parties de la ligule, nous les retrouvons d'une façon indiscutable dans l'appendice axillaire des *Potamogeton*. Mais ici il y a quelque chose de plus. Nous trouvons deux faisceaux S qui s'accusent au dehors par une côte saillante,

(1) Duval-Jouve, *Anatomie de l'arête des Graminées* (Mém. de l'Ac. des sciences et lettres, Montpellier, 1871).

(2) Cosson, *loc. cit.*

comme l'a très bien remarqué M. Gosson, et qui naissent des faisceaux latéraux foliaires L, exactement comme nous avons vu dans le chapitre premier que naissent les faisceaux stipulaires dans les stipules bien caractérisées. Si nous pouvions retrouver dans quelques Graminées ces faisceaux S ou leurs analogues, l'assimilation de la ligule des Graminées à l'appendice axillaire des *Potamogeton* deviendrait alors plus facile.

Or examinons la ligule du Riz au moment où le limbe s'isole. Lorsque la fente qui doit séparer le limbe de la ligule commence à se produire (fig. 12, p. 26, voy. à gauche de cette figure vis-à-vis c^m) on voit les faisceaux latéraux de la gaine A^{iv} , A^v , A^vi qui obliquent fortement pour venir se concentrer dans la partie médiane du limbe. L'obliquité du dernier faisceau de la gaine qui pénètre dans le limbe est même telle, qu'il est presque horizontal. Soit L ce faisceau (fig. 22). Or c'est au moment même

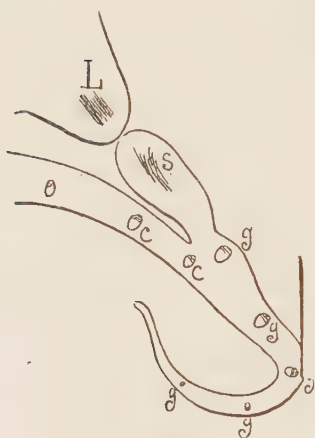


Fig. 22.

où ce faisceau L pénètre dans la feuille que la dissociation des tissus destinée à isoler complètement le limbe commence à s'opérer dans la région même que ce faisceau L parcourt dans sa course horizontale. Il arrive alors que ce faisceau L bifurque : une branche seulement pénètre dans le limbe, où elle forme le foliaire latéral extrême L, et l'autre branche S reste dans une sorte de talon attaché à la ligule par une partie rétrécie, comme si ce talon avait une tendance à s'isoler et à devenir indépendant.

Dans l'*Arundinaria japonica* je n'ai pas vu le faisceau L se partager en deux branches, mais le talon T existe. Il ne reste du faisceau L dans ce talon qu'un paquet de sclérenchyme, comme dans le *Psamma arenaria* d'ailleurs. Mais même lorsqu'aucun faisceau vasculaire ou sclérenchymateux ne le

parcourt, ce talon existe presque toujours plus ou moins développé.

Bien plus, je prétends qu'il est possible de le retrouver dans la vrille des *Smilax*. Que l'on se reporte, en effet, à la figure 18 (p. 33), on voit avec la dernière évidence que le dernier des faisceaux de la gaine qui entre dans le pétiole se divise en deux branches, dont l'une revient en arrière pour faire partie du cercle vasculaire de la vrille, exactement comme l'une des branches du faisceau L (fig. 22) revient en arrière pour faire partie de la ligule.

L'analogie est donc complète entre la ligule des Graminées, la vrille des *Smilax* et l'organe axillaire des *Potamogeton*. Dans ces trois groupes, au moins chez quelques types, on retrouve dans la ligule les trois régions si distinctes chez les *Potamogeton*, à savoir :

1° La région des faisceaux *g* (fig. 22), qui n'est autre que le prolongement pur et simple de la gaine, et que, pour cette raison, j'appelle la *région engainante* de la ligule ;

2° La région des faisceaux *S* qui, comme je l'ai déjà fait remarquer, naissent exactement de la même façon que les faisceaux stipulaires des stipules vraies. Aussi donnerai-je à cette région le nom de *région stipulaire* ;

3° La bande, parenchymateuse dans le *Potamogeton* et dans la plupart des Graminées (1), parcourue par de petits faisceaux dans l'*Oryza sativa*, l'*Arundinaria japonica* et quelques autres, qui relie l'une à l'autre les deux régions stipulaires, qui provient du dédoublement tangentiel de la partie de la gaine destinée à devenir le pétiole et que je nommerai la *région axillaire*.

Je crois donc pouvoir conclure de cette discussion que si l'on appelle *ligule* l'organe en question dans le Riz, on doit aussi appeler *ligule* l'appendice axillaire des *Potamogeton*.

On pourrait cependant m'objecter qu'il y a entre les

(1) Les Graminées que j'ai étudiées à ce point de vue sont : *Paspalum dilatatum*, *Asprella histrix*, *Trisetum rigidum*, *Melica altissima*, *Stipa pennata*, *Lagurus ovatus*, *Saccharum strictum*.

Graminées et les *Potamogeton* que j'ai étudiés une différence dont il faut tenir compte ; c'est que chez les Graminées il y a entre le nœud de la tige sur lequel s'attache la feuille, et le limbe une très grande longueur de gaine qui n'existe pas chez le *Potamogeton natans* et le *Potamogeton polygonifolium*, ou qui, si elle existe, est extrêmement réduite.

A cela il est facile de répondre qu'il ne faut pas attacher à la présence ou à l'absence de la partie infra-pétiolaire de la gaine une importance trop grande, attendu qu'elle peut exister ou ne pas exister selon que l'on examine non seulement les diverses espèces d'un même genre, mais même les diverses parties d'un même individu. Deux citations en feront foi.

D'abord M. Cosson (1) : « Dans le *Potamogeton pectinatus* elle (la stipule axillaire) offre une disposition toute particulière : elle se soude avec la partie pétiolaire de la feuille à laquelle elle adhère par sa face externe et avec laquelle elle s'enroule pour former une gaine embrassant la tige et le rameau. Elle n'est libre qu'au sommet, où elle fait saillie sous forme d'une membrane au-dessus de la gaine de la feuille. Il est impossible de ne pas être frappé de l'extrême analogie de cette disposition avec celle de la ligule des Graminées. »

C'est absolument mon avis. Seulement M. Cosson, qui veut que la ligule des *Potamogeton* soit une stipule axillaire, a besoin que cette stipule s'insère à l'aisselle de la feuille. Rencontrant alors le cas du *Potamogeton pectinatus*, où la gaine infra-pétiolaire s'est développée et où, par conséquent, la ligule des *Potamogeton* est devenue une ligule type de Graminée, il pense qu'il existe une soudure entre le pétiole et la face externe de la stipule axillaire, soudure qu'il est absolument inutile d'imaginer, si l'on envisage les choses comme je l'ai fait plus haut.

D'autre part, M. Prillieux, dans l'étude qu'il a faite d'une Potamée fort rare, l'*Althenia filiformis*, écrit (2) : « A la région du rhizome la gaine se développe seule, le limbe n'ap-

(1) Cosson, *Bull. Soc. bot. (loc. cit.)*, t. VII, 1860, p. 716.

(2) Prillieux, *Bull. Soc. bot. (loc. cit.)*, t. XI, 1864, p. 221.

paraît que sur la portion dressée de la tige. Il est inséré presque au sommet de la gaine des feuilles inférieures. Sur les feuilles supérieures il émane de la partie inférieure de la gaine. Si l'on nomme ligule la portion de la gaine située au delà de l'insertion du limbe, on dira que, dans les feuilles inférieures de la partie dressée de la tige, la gaine est très grande et la ligule très petite ; dans les feuilles supérieures, au contraire, la ligule est très grande et la gaine très petite. »

Plus généralement, je dis qu'il en est de même pour les Graminées et les Potamées, et que chez les Graminées la gaine est très grande et la ligule très petite, tandis que chez les Potamées c'est ordinairement l'inverse : la ligule est très grande et la gaine très petite. Entre ces deux états extrêmes, on trouve toutes les transitions et l'on passe insensiblement des Graminées aux *Potamogeton* par le *Potamogeton pectinatus* et l'*Althenia filiformis*.

La prétendue stipule des *Potamogeton* est donc une *ligule*.

5° LES TROIS RÉGIONS DE LA LIGULE

On se rappelle que j'ai reconnu dans la *ligule axillaire* du *Potamogeton* et dans la ligule de quelques Graminées, l'existence de trois régions bien distinctes au point de vue de l'origine des faisceaux qui s'y rendent; ce sont : 1° la *région engainante*; 2° la *région stipulaire*; 3° la *région axillaire* (1). Je veux démontrer que ces trois régions, fortement unies et formant un tout complet chez le *Potamogeton*, peuvent, en se différenciant de plus en plus, devenir indépendantes les unes des autres.

1° D'abord la région engainante et la région stipulaire peuvent manquer et la ligule se trouver réduite à sa lame axillaire. C'est ce qui arrive, par exemple, dans l'*Asprella histryx* où tous les faisceaux de la gaine entrent dans le limbe. Il en est de même pour une autre Graminée, le *Melica altissima*. Dans ces deux cas, la ligule n'est plus qu'une lame parenchy-

(1) Voy. plus haut, p. 39.

mateuse sans grande importance. Dans le *Lagurus ovatus*, la région engainante est extrêmement petite ; deux ou trois faisceaux, de très faibles dimensions, y restent seuls ; on a là, en quelque sorte, une forme de passage entre le cas de l'*Asprella histrix* ou du *Melica altissima* et le cas de l'*Arundinaria japonica* ou du *Saccharum strictum*, Graminées dans lesquelles la région engainante de la ligule est, au contraire, extrêmement développée et renferme un grand nombre de faisceaux. J'ajouterai que je n'ai trouvé d'exemple de cette réduction de la ligule à sa région axillaire que dans les Graminées.

2° Le faisceau le plus marginal de la gaine, ou, si la gaine infra-pétiolaire est peu développée, le dernier faisceau foliaire peut, en se bifurquant, donner naissance à un faisceau stipulaire : dans ce cas, la région engainante n'existe pas, puisque tous les faisceaux nés du cylindre central entrent dans le pétiole, et il ne reste que les deux régions stipulaires réunies par la lame axillaire. On donne d'habitude à cet appendice, lorsque, la gaine étant nulle, il s'insère à l'aisselle même de la feuille, le nom de *stipule axillaire*. Je ne vois pas la nécessité de changer le nom.

Seulement on admet qu'une stipule axillaire est formée de deux stipules congrescentes, c'est-à-dire qui se seraient soudées sur la ligne médiane. On voit, d'après tout ce que je viens de dire, qu'une stipule axillaire est *un organe unique*, tout ce qui reste d'une ligule, *et non pas deux organes soudés*. En ceci je me trouve de nouveau d'accord avec M. Cosson ; car il écrit (1) : « Ceci nous amène à considérer la stipule des *Potamogeton*, de même que celle des Graminées, comme formée par un organe unique, et non par deux organes soudés par leur bord interne. »

Mais la lame axillaire, lorsqu'elle existe, accuse souvent une tendance à se diviser. Nombre de Graminées ont une ligule bifide au sommet, il peut même arriver qu'elle se segmente en une foule de poils. Si alors la région engainante n'existe

(1) Cosson, *Bull. Soc. bot. (loc. cit., p. 716)*.

pas non plus, la région stipulaire subsiste seule de chaque côté du pétiole et on a deux *stipules*. J'ai donné assez d'exemples de ce cas dans le premier chapitre pour prouver qu'il peut se présenter.

D'ailleurs, la région stipulaire de la ligule, même lorsqu'elle ne reçoit pas de faisceaux, s'isole assez fréquemment du reste. Cela se voit, par exemple, chez les *Joncées*. Ce fait avait déjà été remarqué par Laharpe et ensuite par Duval-Jouve.

Voici ce que dit Laharpe de la gaine des *Juncus* (1) : « Toujours elle offre à sa jonction avec le limbe deux petites oreillettes analogues aux ligules des Graminées, quoique situées sur les côtés du limbe et non entre lui et la tige. »

Duval-Jouve (2) critique le mot « toujours » employé par Laharpe et dit qu'il faut le remplacer par « souvent ». Pour moi, cela n'a pas d'importance; l'essentiel est que je puisse dire « quelquefois ».

D'autre part, Duval-Jouve écrit (3) : « Les stipules s'isolent quelquefois un peu sur les côtés, vers la naissance du limbe et forment ces saillies qu'on a appelées oreillettes chez les *Festuca* et les *Triticum*. »

Or, chez les espèces à gaine infra-pétiolaire très peu développée comme les *Potamogeton natans* et *polygonifolium* où la protection du bourgeon axillaire n'est pas assurée par la gaine, la ligule se développe beaucoup et la région stipulaire, mieux caractérisée, recevant des faisceaux importants, ne peut que tendre encore davantage à devenir indépendante.

3° La région engainante peut exister seule. Je n'insiste pas sur ce cas, dont nous verrons des exemples dans le *Ficus elastica* et le *Magnolia grandiflora*.

4° Je n'ai pas encore trouvé de cas où la région engainante et la région stipulaire existent simultanément; mais il

(1) Laharpe, *Monographie des Joncées*, p. 18.

(2) Duval-Jouve, *Bull. Soc. bot.*, 1871, t. XVIII, p. 235.

(3) Duval-Jouve, *Anatomie de l'arête des Graminées* (*Mém. de l'Acad. des sciences et lettres*, Montpellier, 1871).

n'est pas impossible que l'on rencontre des organes qualifiés stipules et recevant des faisceaux directement du cylindre central, en outre des faisceaux stipulaires. De pareilles stipules ne rentreraient pas dans la règle que j'ai énoncée à la fin du chapitre premier. Mais elles constitueraient de ces exceptions dont on peut dire qu'elles confirment la règle.

5° L'exemple des *Potamogeton* nous prouve que la gaine proprement dite, celle que j'appelle la gaine infra-pétioleaire, peut rester très petite ou même ne pas se développer du tout.

D'autre part, nous avons vu que la gaine supra-pétioleaire ou ligule se compose de trois régions qui peuvent exister indépendamment l'une de l'autre. Si donc la gaine infra-pétioleaire ne s'étant pas développée, la région stipulaire de la ligule existe seule, on comprend que la stipule qui en résulte soit insérée sur la tige tout près de la base du pétiole, ce qui est sa place habituelle.

6° NATURE DE LA STIPULE

La première conséquence qui résulte de cette étude, c'est qu'une stipule est une portion de ligule et représente par conséquent une gaine. M. Duchartre (1) a donc raison de rappeler que « l'opinion la plus répandue consiste à les regarder (les stipules) comme formées par la gaine qui, pour les constituer, se serait plus ou moins isolée de la feuille ». Il ne faudrait cependant pas croire qu'il y ait un accord complet entre cette opinion et la mienne. Pour M. Duchartre, en effet, c'est la gaine infra-pétioleaire qui se séparant du pétiole devient la stipule, tandis qu'à mon avis, lorsqu'il y a une stipule vraie, insérée sur la tige, c'est que la gaine proprement dite a subi un arrêt de développement et est restée rudimentaire ou nulle, et que la ligule seule a persisté (2).

L'opinion de M. Duchartre me semble se rapprocher davan-

(1) Duchartre, *Élém. de botanique*, 2^e édit., p. 486.

(2) Voyez plus loin le paragraphe où il est question de la piléole de l'embryon des Graminées. Là, la stipule est très nette, parce que la gaine est restée rudimentaire.

tage de celle de Kunth (1), qui considère la gaine des Graminées, des Cypéracées et des Juncées comme constituée par des stipules pétiolaires dont la ligule ou les poils qui la remplacent seraient l'extrémité libre. Le pétiole représenté par la nervure médiane serait intimement uni à ces stipules et confondu avec elles dans la plupart des Graminées.

On comprend alors que, comme le dit M. Duchartre, cette gaine stipulaire pourrait s'isoler dans certains cas pour constituer des stipules.

Je ne saurais non plus partager l'opinion de M. Van Tieghem, pour qui les stipules sont des folioles. Il écrit, en effet (2), que « toute feuille stipulée est une feuille composée ». Je crois qu'il est plus exact de dire que toute feuille stipulée est une feuille ligulée, c'est-à-dire engainante.

Il est cependant juste de faire remarquer que la confusion entre les stipules et les folioles est très naturelle pour qui n'a pas fait de la question une étude spéciale. Dans un grand nombre de cas on a pris des stipules pour les folioles, et inversement. M. Clos (3) en cite quelques exemples :

« M. Baillon dit des *Viburnum* : « Ces plantes fournissent une bonne démonstration de ce fait que les stipules sont des lobes de feuille » (*Adans.*, I, 872). Sans doute le *Cobaea scandens* et les *Otophora* montrent les folioles inférieures de la feuille composée différentes des autres : « *foliolis... infimis quasi in stipulas transformatis* », écrit Blume des seconds (*Rumphia*, III, 142). Mais que de fois on a pris des folioles inférieures pour des stipules ! Cela a été le cas pour les genres *Bonjeania*, *Tetragonolobus*, *Lotus*, gratifiés par presque tous les auteurs modernes et récemment encore par MM. Wilkomm et Lange (*Prodr. Fl. Hisp.*, III, 337-339) de stipules foliacées, comme le faisait Linné pour le *Lotus tetraphyllus*, bien que Cambessèdes, Trinius, E. Mayer (in *Bot. Zeit.* de 1843, p. 423),

(1) Kunth : « Gramineæ... stipulae petiolares cum petiole connatæ non nisi apice (ligula) liberæ » (*Enum. plant.*, t. I, p. 5).

(2) Van Tieghem, *Traité de Bot.*, p. 318.

(3) Clos, *Bull. Soc. bot.*, t. XXVI, 1879, p. 152.

Fischer (*Ind. sec. sem.*) et M. Norman (*Quelques observ. de morph.*, 14) aient dévoilé les vraies stipules de ces genres dans de petites languettes hypophylles promptement caduques ».

« Les deux prétendues stipules (*stipulae foliolis similes...*) admises dans le *Crotalaria arborescens* Lamk par Jacquin (*Vindob.*, III, 37), par deCandolle (*Prodr.*, II) ne sont que des folioles, car les stipules manquent à quelques espèces de *Crotalaria*, et une espèce (*C. quinquefolia*) a cinq folioles. Poiteau a pris et figuré à tort comme stipules deux folioles pétiolées terminant les pétioles ailés du *Lathyrus ochrus* (*Cours d'hort.*, p. 297, f. 86).

« MM. Bentham et Hooeker refusent les stipules aux *Canarium* pour n'y voir que des folioles inférieures différentes des autres (*Gen. Pl.*, I, 324). M. Spach les admet chez plusieurs espèces de ce genre ; à en juger par la figure du *C. commune* donnée par Rumph (*Amb.*, II, t. 47), il me paraît difficile de dénier le nom de stipules à ces *bina foliola... squamosa que peculiaris sunt structuræ et formæ.* »

On voit par ces exemples que les cas où la confusion entre stipules et folioles est possible sont assez nombreux. Cependant, à défaut d'autres preuves, il en existe, tirées du développement qui, à elles seules, me semblent prouver d'une façon suffisante que les stipules et les folioles ne sont pas des organes de même ordre.

En effet, en 1846, de Merckelin avait écrit (1) que dans les feuilles simples comme dans les feuilles composées, les stipules constituent la partie la plus jeune de toute feuille. M. Trécul a montré (2) que cela n'est pas toujours vrai. Mais il a montré, en outre, et c'est ce sur quoi j'insiste particulièrement, que dans les feuilles composées à formation basipète, *les stipules naissent avant les folioles inférieures, commençant même, dans quelques cas, avant les supérieures.*

Il me semble que si les stipules étaient des folioles, elles

(1) De Merckelin, *Entwicklungsgeschichte der Blattgest.*, trad. in *Ann. sc. nat., Bot.*, 3^e sér., t. VI, p. 220.

(2) Trécul, *Ann. sc. nat., Bot.*, 3^e sér., t. XX, p. 245, 298, 299.

devraient suivre l'ordre d'apparition de ces folioles et ne se montrer que tout à fait en dernier lieu dans les feuilles composées à formation basipète.

Enfin une opinion me reste à examiner : c'est celle qui veut que la stipule ne soit ni une dépendance de la gaine ni une foliole, mais un organe indépendant au même titre que la feuille elle-même. Cette opinion n'est pas professée par la généralité des botanistes. Ainsi, outre ceux que je viens de citer un peu plus haut, Dupetit-Thouars écrit (1) : « La stipule accompagne toujours la feuille. » Aug. de Saint-Hilaire (2) : « Les stipules nées du même nœud que la feuille en sont une répétition latérale, une sorte de dédoublement. » Germain de Saint-Pierre dit (3) que chacune des deux stipules latérales de la feuille peut être considérée comme une dépendance de l'une des moitiés latérales de la feuille et, par conséquent, comme un demi-organe. Enfin, Lestiboudois écrit (4) que « les stipules, parties de la feuille, sont formées par les faisceaux ou les fibres latérales de cet organe ».

La théorie de l'indépendance des stipules a été défendue surtout par J. G. Agardh et M. Clos. Ainsi Agardh (5) écrit que « les stipules ne sont point une partie de la feuille, car elles se forment avant elle, et elles s'éloignent le plus habituellement des feuilles sous tous les rapports et même dans leur structure ».

Il me semble qu'ayant prouvé que les stipules ne sont qu'une modification de la ligule, je pourrais me dispenser de discuter cette opinion. Mais comme il est possible de répondre en peu de mots aux arguments invoqués par Agardh et M. Clos, on me pardonnera d'y consacrer quelques lignes.

D'abord M. Trécul (6) ayant démontré que les stipules naissent souvent d'une façon tardive, on ne peut invoquer,

(1) Du Petit-Thouars, *Cours de phytol.*, p. 46.

(2) Aug. de Saint-Hilaire, *Morphologie*, p. 189.

(3) Germain de Saint-Pierre, *Bull. Soc. bot.*

(4) Lestiboudois, *Bull. Soc. bot.*, t. IV, 1857, p. 746.

(5) Agardh, *Bot. Zeit.*, 2^e sér., VII, t. II, p. 759.

(6) Trécul, *loc. cit.*

comme l'a fait Agardh, l'apparition des stipules avant les feuilles, pour considérer les premiers de ces organes comme indépendants. Cette remarque a déjà été faite par M. Clos lui-même (1).

L'indépendance des stipules paraît à M. Clos suffisamment établie par les faits suivants :

1° « J'ai, dit-il, précédemment cité nombre de plantes où les stipules présentent seules, souvent même multipliées et réunies en stipulium au voisinage de l'inflorescence ou à celle-ci, les feuilles ayant complètement disparu. »

D'abord ce que M. Clos appelle des stipules est-ce bien des stipules ? et ensuite, en supposant que cela en soit, de ce que les folioles disparaissent peu à peu des feuilles de l'*Acacia heterophylla* pour ne laisser subsister que la nervure médiane, s'ensuit-il que les folioles soient des organes indépendants de cette nervure ? De ce que la coiffe finit à un certain moment par se détacher de la racine de l'*Azolla caroliniana*, est-on en droit de conclure que la coiffe et la racine sont deux organes indépendants ? Il serait facile de multiplier ces comparaisons.

2° « Les stipules, ajoute M. Clos, existent seules au bas des tiges et des rameaux de quelques espèces de *Phaca...*, etc. »

Mais est-il si difficile de trouver des plantes chez lesquelles sur les rameaux inférieurs, par exemple, la feuille soit réduite à une simple gaine ! S'ensuit-il que la gaine est indépendante de la feuille ?

Par conséquent, je ne crois pas les raisons invoquées par M. Clos suffisantes pour faire changer d'avis les botanistes, qui regardent la stipule comme une dépendance de la feuille.

Donc, à mon avis, la stipule n'est ni un organe indépendant, comme le veut M. Clos, ni une foliole, comme le pense M. Van Tieghem, mais une *ligule axillaire réduite à ses deux régions juxtapétiolaires*.

(1) Clos, *Bull. Soc. bot.*, XXVI, 1879, p. 191, en bas.

7^o STIPULES DES MONOCOTYLÉDONES

Après avoir, dans ce qui précède, passé en revue toutes les espèces auxquelles, jusqu'à présent, on accordait des stipules, nous pouvons remarquer que nulle part nous n'avons trouvé de stipules comparables à celles qui sont si fréquentes chez les Dicotylédones.

Il est bon cependant de rappeler que chez les *Potamogeton* et quelques Graminées, nous avons signalé, dans la ligule, l'existence d'une région stipulaire très nette et présentant tous les caractères d'une stipule vraie, et que, par conséquent, s'il n'existe pas de stipules proprement dites chez les Monocotylédones, on y rencontre du moins le début de la stipule, puisque, selon nous, la stipule provient de l'isolement de la région stipulaire de la ligule devenue axillaire.

Mais si, au lieu d'étudier la plante adulte, nous étudions l'embryon, les résultats ne sont plus les mêmes. Je n'ai pas à entreprendre ce travail, qui a été fait pour les Graminées par M. Van Tieghem (1).

M. Van Tieghem a constaté que dans l'embryon des Graminées un faisceau se détache ordinairement du cylindre central pour entrer dans l'écusson qui est le cotylédon.

Ce faisceau se divise plus ou moins tôt selon les espèces, et émet de chaque côté une branche qui, contournant le cylindre central, redevient verticale pour se rendre dans la piléole. On voit que cette piléole ne reçoit en fait de faisceaux que deux faisceaux latéraux dérivés l'un et l'autre du faisceau foliaire. Elle peut, par conséquent, en toute rigueur, être considérée comme une stipule axillaire, et c'est la conclusion même de M. Van Tieghem.

Que la piléole corresponde à la ligule complète à trois régions, je le crois. Mais comme la gaine infra-pétioleaire a été, ici, frappée d'un arrêt de développement qui équivaut à une atrophie complète, elle ne reçoit pas la moindre trace de

(1) Van Tieghem, *Sur le cotyléd. des Gram.* (Ann. sc. nat., Bot., 5^e sér., t. XV, p. 1).

faisceaux et, par conséquent, ceux-ci ne se prolongent pas dans la région engainante de la ligule, qui reste, par cela même, purement parenchymateuse. La région stipulaire prend alors une telle importance qu'il est légitime de ne pas tenir compte de la région engainante et de dire, comme l'a fait M. Van Tieghem : *La piléole des Graminées est une stipule axillaire.*

Il est donc possible de trouver des stipules chez les Monocotylédones. Mais il faut ajouter que cet organe, tel qu'on le conçoit habituellement, n'existe, jusqu'à présent, que dans l'embryon des Graminées.

RÉSUMÉ

Dans la première partie de ce chapitre, après avoir examiné les diverses opinions émises sur la question de savoir s'il existe ou n'existe pas de stipules chez les Monocotylédones, après avoir discuté les arguments invoqués en faveur de leur existence, j'ai constaté que la question était loin d'être résolue.

J'ai commencé par l'étude des Graminées. Au point de vue de la constitution de leur ligule, celles-ci peuvent se partager en deux groupes : 1^o celles chez lesquelles la partie médiane de la ligule reçoit des faisceaux; 2^o celles dont la partie médiane de la ligule est parenchymateuse.

L'étude des premières, peu nombreuses, montre que les faisceaux de la partie médiane de la ligule, *normalement orientés*, proviennent de ramifications internes des faisceaux de la gaine, tandis que les faisceaux des parties latérales de la ligule ne sont que le prolongement pur et simple des faisceaux latéraux de la gaine.

En comparant les vrilles des *Smilax* à cette ligule, j'arrive à cette conclusion que les vrilles des *Smilax* sont constituées par une ligule dédoublée.

Je passe ensuite aux Potamiées, je compare leur organe axillaire à la ligule des Graminées, et je trouve identité de

structure : donc l'organe axillaire des *Potamogeton* est une ligule complète; mais comme la gaine inférieure manque, je rappelle cette particularité en lui donnant le nom de *ligule axillaire*.

Dans toute ligule complète, je constate l'existence de trois régions : la *région engainante*, la *région stipulaire*, la *région axillaire*, qui peuvent s'isoler l'une de l'autre.

Par conséquent, si dans une ligule axillaire les deux régions stipulaires subsistent seules, on a deux appendices insérés de chaque côté du pétiole de la feuille, ce sont des stipules proprement dites.

La stipule n'est donc pas une foliole ou un organe indépendant; c'est une *ligule axillaire incomplète*.

Enfin, revenant au point de départ, je cherche à dégager de cette étude la réponse à cette question : Existe-t-il des stipules chez les Monocotylédones?

Si l'on cherche chez les Monocotylédones des stipules identiques à celles des Dicotylédones, *non il n'en existe pas*, sauf dans l'embryon des Graminées, où elles sont très nettes. Mais dans les plantes adultes il n'existe que des ligules qui sont aux stipules ce que le tout est à la partie.

CHAPITRE III

APPLICATIONS

Nous sommes maintenant en possession de matériaux qui vont nous permettre, je l'espère, d'éclaircir quelques points obscurs de l'histoire des stipules, ou même de résoudre quelques questions controversées.

Ce chapitre complète donc les deux précédents.

Je n'ai pas l'intention de passer en revue tous les cas douteux qui peuvent se présenter : cela m'entraînerait trop loin dans une énumération sans grand intérêt. Je compte choisir mes exemples de façon à être aussi bref que possible, me con-

tentant de montrer comment et dans quelles limites on doit appliquer les résultats obtenus.

Je commence par les Polygonées.

1° LES POLYGONÉES

Les Polygonées sont, en général, des herbes annuelles ou vivaces, dont les feuilles, le plus souvent isolées, ont un pétiole plus ou moins embrassant. Un étui membraneux très mince se détache du nœud et de l'aisselle de la feuille, et, enveloppant complètement la tige, monte assez haut pour recouvrir la base de l'entre-nœud immédiatement supérieur. C'est cet organe axillaire et engainant que l'on a successivement regardé comme une gaine, une double stipule axillaire ou un organe spécial auquel on a donné le nom d'*ochrea*. Ce dernier nom lui est donné par presque tous les botanistes descripteurs qui se sont occupés de la famille des Polygonées (1). Mais je ne crois pas qu'il existe de travail suivi ayant pour but d'établir la nature morphologique de l'organe et de l'homologuer avec un autre organe végétal connu.

Cependant, M. Van Tieghem écrit (2) : « Les stipules s'unissent quelquefois entre elles, bord à bord, soit du côté du pétiole, soit du côté opposé, soit enfin des deux côtés à la fois, en formant un étui qui persiste autour de la base de l'entre-nœud, comme dans les Polygonées (Renouée, Oscille) ».

« Il est évident, ajoute-t-il, qu'entre une double stipule axillaire comme celle du *Melianthus major* et une ligule comme celle des Graminées, il n'y a qu'une différence de hauteur d'insertion; cette stipule est une sorte de ligule basilaire; cette ligule est une sorte de double stipule exhaussée. Aussi, quand la gaine manque aux feuilles des Graminées, la ligule qui se développe alors davantage devient-elle une stipule axillaire semblable à celle des Polygonées. »

J'ai montré ce qu'il faut penser de ces expressions : « Les stipules se soudent ou s'unissent »; les stipules ne sont pas

(1) Voyez, par exemple, Luerssen, *Médecin. et Pharmac. bot.*, p. 532.

(2) Van Tieghem, *Traité de bot.*, p. 318.

primitivement séparées pour se souder ensuite l'une à l'autre ; c'est leur état primitif, et si chez les Dicotylédones elles sont souvent distinctes, c'est que la lame axillaire qui les réunissait s'est fendue. Mais, sauf ce léger détail, je partage entièrement la manière de voir de M. Van Tieghem. A mon avis, l'ochrea des Polygonées est une ligule, identique à la ligule des Graminées. C'est ce que je vais tâcher de démontrer en précisant un peu, c'est-à-dire en recherchant si les trois régions ligulaires ont persisté dans la ligule des Polygonées.

Comme, chez tous les *Polygonum*, les choses se passent de

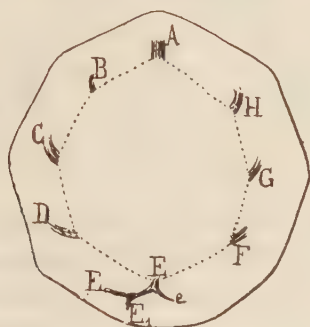


Fig. 23.

la même façon ; il me suffit d'en étudier un. Celui que je prends comme type, est le *Polygonum lapathifolium*.

Une section transversale de la tige (fig. 23) nous montre un cylindre central octogonal, comme la tige elle-même. Des huit sommets de cet octogone se détachent, presque en même temps, huit faisceaux, A, B, C, D, E, F, G, H. Dès leur origine, tous ces faisceaux s'incurvent, en se dirigeant vers le faisceau A, qui, lui, deviendra le faisceau médian du pétiole ; le faisceau E, diamétralement opposé au faisceau A, s'incurve immédiatement vers la gauche et, à peine sorti du cylindre central, émet à droite un rameau *e*.

Tous ces faisceaux gagnent obliquement la périphérie de l'écorce et s'y rangent. Les premiers qui y arrivent sont les faisceaux E, E₁, *e*, D et F. Une fente se produit alors qui, allant du faisceau C au faisceau G, en contournant le

cylindre central, isole complètement du reste de la tige la portion d'écorce dans laquelle se sont rangés les faisceaux

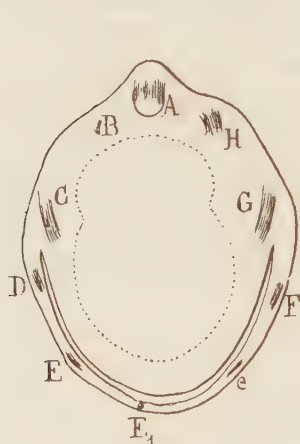


Fig. 24.

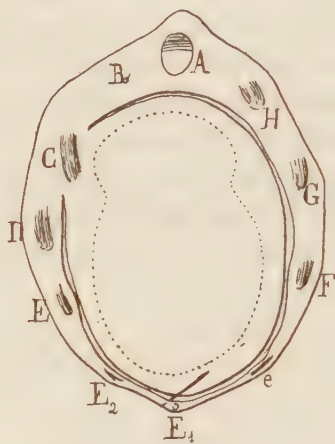


Fig. 25.

D, E et F (fig. 24). Puis, lorsque les faisceaux C et G ont atteint eux-mêmes la périphérie de l'écorce, la fente se prolonge, et la gaine de la feuille devient alors libre sur tout son pourtour (fig. 25). C'est, en effet, une gaine, car si l'on se reporte à la page 19, où il est question de la gaine des Graminées, on constate que l'origine des faisceaux est la même dans les deux cas. Seulement, tandis que chez les Graminées les faisceaux de la gaine, très développés, montent verticalement pendant assez longtemps et ne s'incurvent que plus haut pour entrer dans le limbe, ici, la gaine inférieure

étant très courte et tous les faisceaux de cette gaine entrant dans la feuille, au lieu de monter verticalement, ils vont directement à la feuille, en course oblique.

Le faisceau E finit par atteindre le faisceau D (fig. 26), s'y

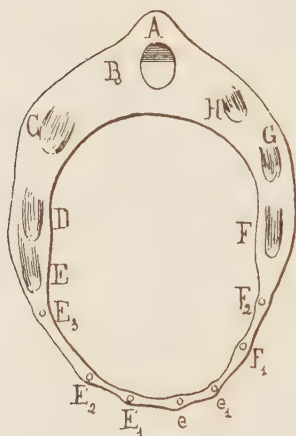


Fig. 26.

juxtapose, et tous deux ensemble rejoignent le faisceau C pour former, dans la région qui deviendra le pétiole, une masse vasculaire que j'ai représentée dans la figure 27.

Les mêmes relations existent de l'autre côté entre les faisceaux E et F.

Dans leur trajet à travers la gaine, les faisceaux extrêmes E et F, soit lorsqu'ils étaient isolés, soit après s'être réunis aux faisceaux C, G, ont semé derrière eux de petites ramifications vasculaires verticales, *e*, *E*₁, *E*₂, *E*₃..., *F*₁, *F*₂, qui montent dans l'étui. En outre, on voit sur la figure 27 deux petits faisceaux *l*, naissant de la face interne de la masse vasculaire. Lorsque ces faisceaux *l* se sont redressés verticalement, une lame se détache (fig. 28) de la face ventrale de la région pétioleaire de la gaine, et l'organe axillaire devient indépendant, forme un étui qui se prolonge sur toute la longueur de l'entre-nœud.

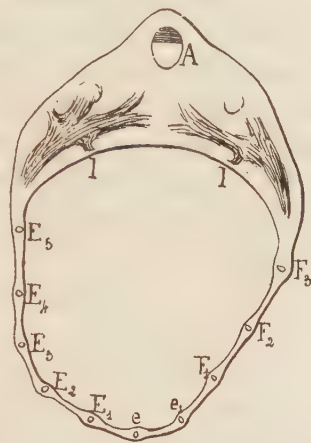


Fig. 27.

Si nous cherchons maintenant à interpréter les faits, nous voyons que le *Polygonum lapathifolium*, comme les autres *Polygonum*, possède une véritable gaine inférieure très bien caractérisée, recevant des faisceaux de tout le pourtour du cylindre central (fig. 23, 24, 25). Cette gaine s'épaissit sur l'une de ses faces, qui, peu à peu, devient le pétiole. Tous les faisceaux de la gaine passent dans le pétiole (fig. 26, 27, 28), et il ne reste dans l'étui que des dérivations des faisceaux foliaires externes; c'est donc la région stipulaire d'une gaine supérieure ou ligule, dont la région axillaire est constituée par la lame (fig. 28) qui

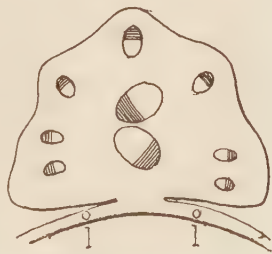


Fig. 28.

se détache de la face ventrale du pétiole et qui est parcourue par les faisceaux *l, l*, rameaux internes des faisceaux pétiolaires de la gaine. L'« oehrea » des Polygonées est donc une ligule réduite à sa région stipulaire et à sa région axillaire; on pourrait l'appeler une *stipule axillaire*. Mais comme il reste une gaine inférieure, cette stipule, surélevée, n'occupe pas sa place ordinaire à l'aisselle même de la feuille. Je crois donc qu'il serait préférable d'exprimer ce fait en conservant le mot ligule et en disant que l'« oehrea » des Polygonées est une *ligule*.

2° LA STIPULE AXILLAIRE DU PLATANE

A la fin du chapitre premier nous avons déjà dit quelques mots de la stipule axillaire du Platane, et donné, en même temps, un schéma de la façon dont naissent les faisceaux de l'organe en question. Il va maintenant nous être possible de préciser davantage.

On se rappelle que, dans le Platane, du pourtour de chaque nœud se détache un étui foliacé qui enveloppe complètement l'entre-nœud sur une certaine partie de sa longueur. De plus, le bourgeon axillaire passe sous une sorte de voûte pratiquée à la base de cet étui ou stipule, pour venir se loger dans une excavation de la partie inférieure élargie du pétiole.

Voyons maintenant comment cette stipule se rattache à la feuille et à la tige.

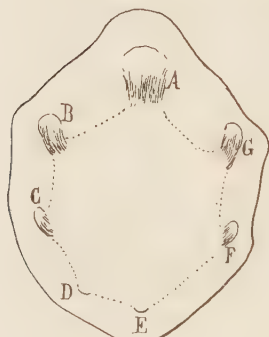


Fig. 29.

Une section transversale de la tige, un peu au-dessous du nœud, nous montre sept faisceaux, A, B, C, D, E, F et G, sortant du cylindre central (fig. 29). C'est le faisceau A qui se détache le premier, puis les faisceaux

B et G, et ainsi de suite jusqu'aux faisceaux D et E, qui font à peine saillie sur le cercle fibro-vasculaire du cylindre central, alors que le faisceau A est déjà complètement sorti.

Dès leur origine tous ces faisceaux obliquent vers la région moyenne occupée par le faisceau A, région qui deviendra le pétiole.

Sur la figure 30 on remarque : en haut, entre le faisceau A et le bourgeon axillaire, une fente qui n'est autre que le début, ou mieux, le premier indice de la cavité pétiolaire dans laquelle sera logé le bourgeon axillaire.

En bas, les faisceaux E et D se dirigent à droite et à gauche respectivement vers les faisceaux F et G, en émettant sur leur trajet de petits rameaux vasculaires E_1 , E_2 et D_1 , qui, lorsqu'ils ont atteint la périphérie de l'écorce, se redressent et montent verticalement.

Dans la figure 31, qui représente une section faite dans le nœud à un niveau un peu supérieur aux deux sections précédentes, les faisceaux D et E ont atteint les faisceaux C et F et se sont juxtaposés à eux sans s'y fondre; il est même assez facile de distinguer, dans la masse commune, les vaisseaux et les fibres qui leur sont propres. Ceci est vrai, surtout pour le faisceau E, qui, comme le montrent les figures 32 et 33, reste distinct du faisceau F jusque dans le pétiole même.

En bas de la figure on remarque que la région périphérique de l'écorce ne se détache, pour former ce que j'appellerai provisoirement l'*étui*, que lorsque les faisceaux dérivés des faisceaux foliaires sont complètement formés.

A mesure que les faisceaux E et D se rapprochent du pétiole,

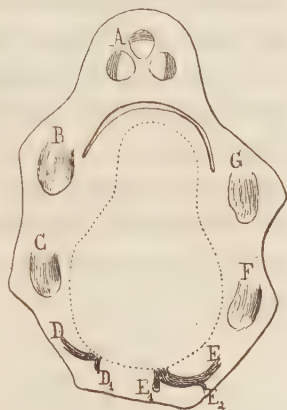


Fig. 30.

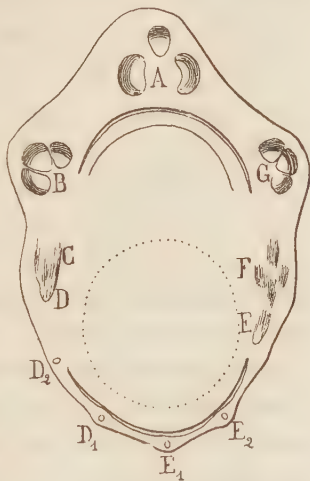


Fig. 31.

la fente qui isole l'étui suit ces faisceaux, et s'allonge, par conséquent, par ses deux extrémités. Elle finit, lorsque les faisceaux D et E sont entrés dans le pétiole, par rejoindre la fente qui sépare le bourgeon axillaire du pétiole, et une section du pétiole et de l'étui, à ce niveau, présente l'aspect de la figure 32.

On remarquera que les faisceaux D et E, avant d'entrer dans le pétiole, ont détaché deux faisceaux, D_3 et E_3 , notablement plus gros que les autres, ce qui nous permet de constater

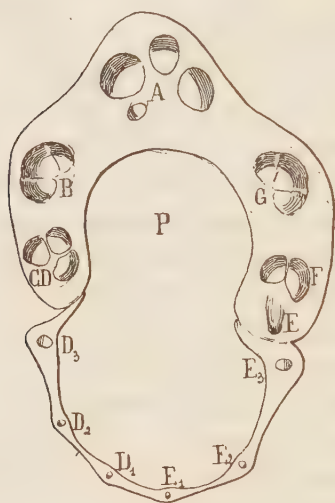


Fig. 32.

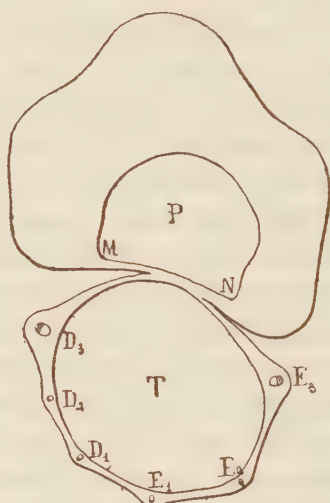


Fig. 33.

une fois de plus la prédominance que tend à prendre la région qui touche au pétiole.

Continuons à faire des sections de plus en plus haut. On ne tarde pas à voir (fig. 33) apparaître une lame $M N$, exclusivement parenchymateuse, qui relie les deux cornes du croissant que forme la section du pétiole dans la figure 32. Cette lame $M N$ limite une cavité P , dans laquelle se loge le bourgeon axillaire. Cette cavité n'existe d'ailleurs qu'à la base du pétiole, elle va constamment en s'atténuant et ne tarde pas à disparaître.

Mais en même temps que cette lame $M N$ se forme, on la

voit se dédoubler tangentiellement et donner naissance à une lame également parenchymateuse qui réunit l'une à l'autre les deux extrémités E_3 et D_3 de l'étui. La cavité T, enclose par l'étui, renferme la tige.

Dans tout ce qui précède, ne voyons-nous pas que l'étui est un appendice *inséré au nœud, et qui reçoit exclusivement des faisceaux dérivés des faisceaux foliaires, avant que ceux-ci soient sortis de l'écorce?* C'est la définition même de la stipule; et comme cette stipule est complète en ce sens qu'elle possède sa lame axillaire, nous pouvons donc dire que l'étui du Platane est une *stipule axillaire*.

3° COMPARAISON DE LA STIPULE AXILLAIRE DU PLATANE AVEC LA LIGULE DES POLYGONÉES

Il est impossible de comparer les figures 23, 24, 25, 26, 27 et 28 avec les figures 29, 30, 31, 32 et 33, qui représentent, les premières, la marche des faisceaux foliaires du *Polygonum lapathifolium*, les secondes, la marche des mêmes faisceaux dans le Platane, sans être frappé de la grande analogie qui existe entre les deux plantes. Dans l'une et dans l'autre, en effet, ces faisceaux naissent *de tout le pourtour* du cylindre central de la tige et s'incurvent immédiatement dans la direction du pétiole. Dans leur trajet du cylindre central au pétiole, les faisceaux extrêmes émettent, dans les deux cas, des branches verticales qui montent, soit dans la ligule, soit dans la stipule, et constituent à eux seuls le système vasculaire de l'un ou l'autre organe. Dans le *Polygonum*, comme dans le Platane, une lame axillaire se détache de la face ventrale du pétiole.

Je ne vois entre les deux organes que deux différences : 1° la lame axillaire du *Polygonum* reçoit des faisceaux, tandis qu'elle reste purement parenchymateuse dans le Platane. Mais cette différence est de bien faible importance, puisque nous voyons dans une même famille, les Graminées, cette lame axillaire présenter les deux états; 2° il existe dans le *Poly-*

gonum une gaine inférieure bien caractérisée, gaine qui reçoit les faisceaux issus du cylindre central et destinés au pétiole. Ce sont les faisceaux de cette gaine qui se rendent dans le pétiole, tandis que dans le Platane les faisceaux foliaires circulent dans l'écorce et y restent pendant tout leur trajet, sans qu'il soit possible de constater la présence d'une gaine inférieure, si réduite qu'elle soit. Mais n'avons-nous pas vu dans un même genre (*Potamogeton*) les *P. natans* et *polygonifolium* n'avoir qu'une gaine très réduite, tandis que le *P. pectinatus* en possède une très développée. Dans les Graminées, les feuilles ordinaires n'ont-elles pas une gaine inférieure de grande dimension, tandis que la feuille cotylédonaire n'a qu'une gaine supérieure ou ligule sans gaine inférieure ?

Je crois donc pouvoir dire qu'il y a identité complète de nature entre la ligule des Polygonées et la stipule du Platane. Seulement, tandis que chez les premiers il existe une gaine inférieure, très distincte quoique souvent très réduite, surmontée d'une ligule, chez les seconds, la gaine inférieure n'existe plus, la ligule est insérée directement autour du nœud, et dans ce cas on peut lui conserver, comme on en a l'habitude, le nom de *stipule*.

De cette étude, nous pouvons conclure que M. Henry (1) a raison lorsqu'il donne des « ochrea » aux Platanes ; et c'est là une raison de plus de rapprocher, comme certains auteurs le font, les Polygonées des Urticacées, auxquelles on rattache généralement les Platanées (2).

Enfin j'ajouterai, en passant, qu'il y a peut-être encore une analogie entre les deux familles dans la position toujours asymétrique du bourgeon axillaire.

(1) *Die Knospenhüllen sind verwachsen oben Ochreae* (Nov. act., nat. cur., t. XVIII, part. 1, p. 535, t. 39.

(2) Van Tieghem, *Traité de Bot*, p. 4397.

4° LES FIGUIERS

On sait que les espèces qui composent la famille des Urticacées ont toutes, sauf de rares exceptions (*Parietaria*), des stipules soit caduques, soit persistantes. Parmi les premières on classe d'habitude l'organe qui, chez les *Ficus*, s'insère tout autour du nœud de la feuille la dernière apparue, enveloppe complètement d'une sorte de coiffe protectrice l'extrémité de la tige ainsi que les jeunes feuilles qui l'entourent, s'ouvre par une fente longitudinale, se dessèche et tombe, permettant ainsi à une nouvelle feuille de s'étaler à son tour. Extérieurement cet organe ressemble singulièrement à une ligule des Polygonées, mais à une ligule extrêmement développée.

Il y a cependant, à première vue, une différence entre la ligule des *Polygonum* et l'organe des *Ficus* : c'est que la ligule des *Polygonum* reste généralement entière sur tout son pourtour et sur toute sa longueur, tandis que l'organe des *Ficus* est fendu du haut en bas suivant la génératrice médiane de sa région axillaire. Mais cette différence me semble de faible importance, car dans le même genre *Ficus* nous trouvons le *Ficus elastica*, dont la « stipule » est fendue comme il vient d'être dit, et le *Ficus ferruginea* chez qui elle est en outre fendue suivant la génératrice diamétralement opposée à la première; d'ailleurs, dans le *Polygonum Bistorta*, la ligule est aussi fendue dans sa région axillaire.

Quoi qu'il en soit, faisons l'étude anatomique de l'organe et voyons si cette étude nous fournira des indications utiles. Je prends comme exemple le *F. ferruginea* dans lequel la marche des faisceaux est un peu plus facile à suivre que dans la *F. elastica*; la figure 34 représente schématiquement ce qui se passe au nœud.

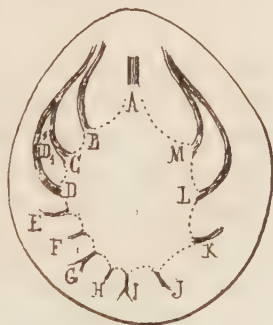


Fig. 34.

Ce schéma n'est autre chose que la projection horizontale de la marche des faisceaux depuis le moment où ils s'échappent du cylindre central jusqu'au moment où le dernier faisceau foliaire est entré dans le pétiole. La hauteur de tige comprise entre ces deux points extrêmes est au plus de 1 millimètre.

La figure 34 montre que les faisceaux A, B, C, D, M et L, pénètrent tous dans la feuille. Quant aux autres, soit qu'ils se ramifient, soit qu'ils restent indivis, ils entreront dans la « stipule ».

De plus le faisceau D produit un faisceau D₁, que l'on peut

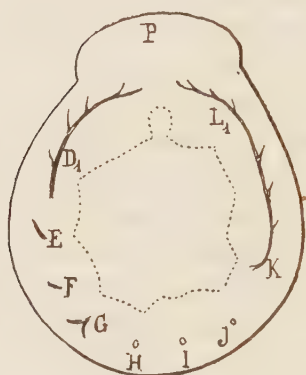


Fig. 35.

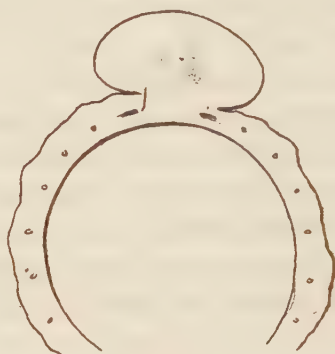


Fig. 36.

suivre sur la figure 35 et qui circule dans la région comprise entre le pétiole et le bourgeon axillaire. Il en est de même du faisceau K, qui vient se réunir à un faisceau L₁, dérivé de L comme D₁ est dérivé de D. Puis la région périphérique de l'écorce, dans laquelle viennent se ranger les faisceaux E, F, C... et les faisceaux provenant de D₁, de K et de L, s'isole de façon à constituer la « stipule » du *Ficus* (fig. 36). Nous avons déjà, à plusieurs reprises, en particulier pour les *Potamogeton*, décrit la façon dont s'effectue cette séparation. Il est donc inutile d'insister sur ce point.

L'organe axillaire du *Ficus ferruginea* reçoit donc directement du cylindre central les faisceaux E, F, G, H, I, J et K,

dans sa région diamétralement opposée au pétiole. Quant aux faisceaux de la région axillaire, ils proviennent de rameaux internes des faisceaux foliaires

D et L. L'organe des *Ficus* connu est donc une ligule réduite à sa région engainante et à sa région axillaire, la région stipulaire étant peu nette.

Mais comme, de plus, la gaine inférieure manque totalement, la ligule en question est une *ligule axillaire* au même titre que l'organe correspondant des *Potamogeton*.

L'étude du *Ficus elastica* nous donnerait des résultats identiques. On peut remarquer, en passant, que le bourgeon axillaire occupe, comme dans les Polygonées, comme dans le Platane, une position nettement asymétrique.

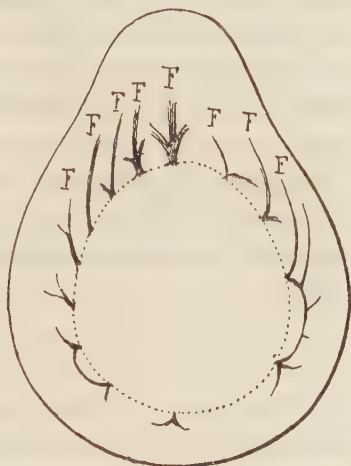


Fig. 37.

5° LA STIPULE DU MAGNOLIA GRANDIFLORA

La figure 37 a été obtenue de la même façon que les précédentes, c'est-à-dire en projetant toutes les coupes successives faites dans la tige immédiatement au-dessous du nœud sur l'une d'entre elles. Tous les faisceaux F se rendent dans le pétiole, les autres vont se ranger à la périphérie de l'écorce qui deviendra plus tard l'étui, et ce n'est que lorsque les faisceaux foliaires sont tous arrivés dans le pétiole que l'étui s'isole. La gaine inférieure manque donc. De plus, la face ventrale du pétiole se détache de façon à former une lame axillaire. Nous



Fig. 38.

avons donc encore ici un étui absolument identique à la ligule axillaire des *Ficus* et, en particulier, à la ligule du *Ficus ferruginea*, puisque, dans l'un et dans l'autre, l'organe se sépare en deux moitiés par deux fentes qui se produisent le long de deux génératrices diamétralement opposées, l'une de ces fentes se trouvant exactement à l'aisselle du pétiole. Remarquons, en outre, que les faisceaux de la ligule indiquent une tendance à s'anastomoser les uns avec les autres. Nous allons voir ces anastomoses qui se font irrégulièrement dans le *Magnolia grandiflora* devenir la règle dans le *Ricinus communis*.

6° LA STIPULE DU RICIN

On sait que les toutes jeunes feuilles du Ricin et le bourgeon terminal sont enveloppés d'une sorte de coiffe tout à fait analogue, comme forme et comme situation sur le nœud, à

la ligule du *Ficus elastica*. Cet organe, très promptement caduc, laisse autour du nœud, en se desséchant et en se détachant de la tige, une cicatrice toute semblable à celle qui, dans le *Ficus*, marque, au nœud, la ligne d'insertion de la ligule.

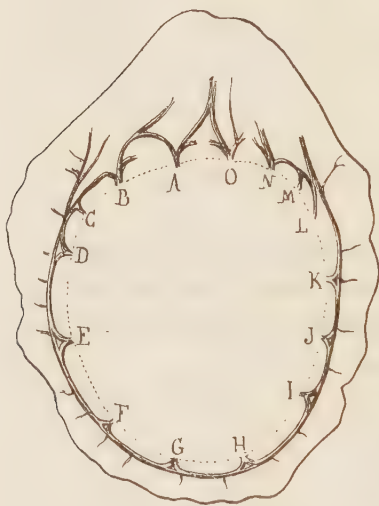


Fig. 39.

La figure 39, schématique et toujours obtenue par le même procédé, montre que tous les faisceaux qui sortent du cylindre central, sauf les médians qui se rendent directement dans le pétiole, se

jettent tous dans un demi-anneau vasculaire qui fait tout le tour du cylindre central, et dont les extrémités libres entrent dans le pétiole. Cet anneau est produit par les anastomoses transversales qui s'établissent entre les faisceaux voisins. C'est

de là que partent tous les petits faisceaux destinés à la stipule. On voit que l'on peut considérer tous les faisceaux qui sortent du cylindre central comme des faisceaux foliaires, puisque tous se rendent au pétiole. Nous avons donc bien réellement ici affaire à une vraie stipule comparable à celle du Platane, puisqu'elle ne reçoit comme faisceaux que des dérivations de faisceaux foliaires.

Il semble que la stipule du Ricin soit une forme de passage entre la stipule très nette du Platane et la ligule axillaire du *Magnolia grandiflora*, par exemple. Si l'on veut bien, en effet, se reporter à la figure 37, on peut se convaincre que dans le *Magnolia* quelques faisceaux commencent à s'anastomoser deux à deux. Dans le Ricin les anastomoses se multiplient et forment une ceinture vasculaire qui concourt à la formation du système vasculaire de la feuille, et enfin, dans le Platane, tous les faisceaux, sans qu'il soit besoin d'intermédiaire, vont directement dans le pétiole. Aussi, quoique je préfère regarder l'organe en question comme une vraie stipule, ne verrais-je aucun inconvénient à ce qu'on lui donnât le nom de ligule axillaire. J'ajouterai enfin que, lorsque cette stipule ou cette ligule axillaire se détache de la tige, d'une part, et du pétiole, de l'autre, ce dernier ne se dédouble pas tangentiellement, de façon à former une lame axillaire. C'est une différence à signaler entre la stipule du Ricin et la ligule du *Magnolia*. Car, dans ce dernier, la lame axillaire commence par se former pour se diviser ensuite longitudinalement.

7° LES STIPULES ÉPINES

Robinia pseudacacia. — A la base des feuilles du *Robinia* se trouvent deux épines latérales très aiguës, que l'on s'accorde généralement à regarder comme des stipules, sans cependant en être bien sûr. Cette opinion s'appuie, en effet, sur cette habitude que l'on a de considérer comme stipule tout organe situé à la base de la feuille, et grâce à laquelle certains auteurs ont pu qualifier de stipule la vrille des Cucur-

bitacées et les épines de l'*Azima tetracantha*. Il n'est donc pas inutile de chercher si réellement les épines du *Robinia* sont des stiales.

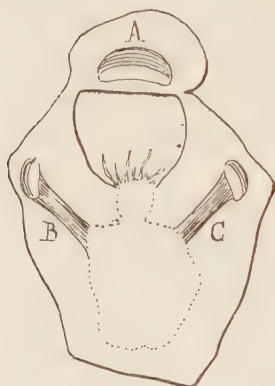


Fig. 40.

Considérons la figure 40 : trois faisceaux A, B et C, se sont détachés du cylindre central. A entre immédiatement dans la région qui deviendra le pétiole et qui est séparée du cylindre central par une grande lacune dans laquelle se loge le bourgeon axillaire. Les deux faisceaux latéraux B et C s'échappent d'abord suivant le rayon et viennent aboutir à deux saillies latérales, qui ne sont autres que la

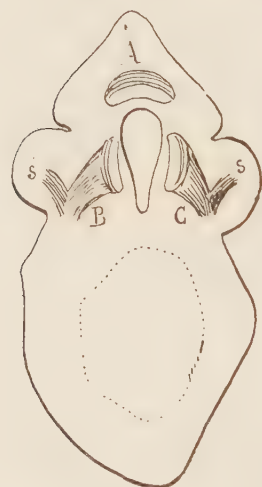


Fig. 41

base des épines. Si à partir de ce point on continue à faire des coupes successives, on constate que ces faisceaux B et C demeurent verticaux pendant un certain temps. Puis, brusquement (fig. 41), ils redeviennent obliques et se dirigent vers la lacune, le long des parois latérales de laquelle ils se disposent. La lacune s'atténue ensuite peu à peu, finit par disparaître complètement, et les trois faisceaux A, B et C, réunis, forment la masse vasculaire du pétiole. Les trois faisceaux A, B et C sont donc bien évidemment des faisceaux foliaires.

Or, au moment où les faisceaux B et C s'incurvent (fig. 41), ils se bifurquent, c'est-à-dire qu'ils envoient une ramification S dans chaque épine. Celle-ci ne tarde pas alors à devenir indépendante, en se séparant du pétiole.

Les épines du *Robinia pseudacacia* sont donc des appendices insérés sur la tige et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires. Par définition, ce sont donc des *stipules*.

Capparis spinosa. — Le Câprier épineux possède, lui aussi, à la base de chaque feuille deux épines latérales qui occupent exactement la même place que les stipules épinées du *Robinia pseudacacia*. Il n'est, dès lors, pas étonnant que l'on ait quelquefois considéré ces épines comme des stipules.

Or une simple coupe transversale de l'une des épines montre qu'elle est purement parenchymateuse. Les cellules sont allongées dans le sens longitudinal, et aucun faisceau ne pénètre dans l'organe. Il m'est, par conséquent, impossible d'y

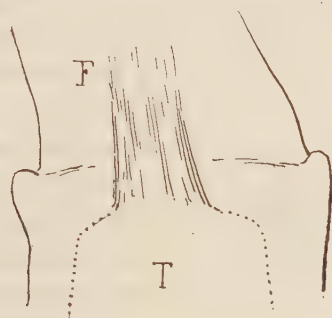


Fig. 42.

voir des stipules : ce sont de simples émergences, production du coussinet qui supporte la feuille.

Azima tetracantha. — L'*Azima tetracantha* possède une tige très régulièrement quadrangulaire à feuilles opposées. A la base de chaque feuille se trouvent deux épines qui occupent la place habituelle des stipules, et comme à chaque nœud s'attachent deux feuilles, il y a, par conséquent, quatre épines. C'est ce qui a fait donner à cette espèce le nom de *tetracantha*.

Si l'on étudie la marche des faisceaux dans le nœud, toujours au moyen de coupes successives, on voit se détacher du milieu des petits côtés du cylindre central rectangulaire deux gros faisceaux. Ce sont les faisceaux foliaires. Dans la figure 42 je ne représente qu'un seul de ces faisceaux foliaires. On le voit entrer tout entier dans la feuille F sans

émettre la moindre ramification, ni à droite ni à gauche : les épines qui accompagnent la feuille ne sont donc pas des dépendances de cette feuille et ne peuvent, par conséquent, pas être des stipules. — Un peu plus haut, on voit apparaître, de chaque côté du bourgeon axillaire, un mamelon : c'est la base de l'épine. Lorsque la section atteint la partie axile de l'épine, on voit se détacher du bourgeon axillaire un faisceau qui se bifurque, et dont les deux branches entrent dans l'épine (fig. 43).

Donc les épines de l'*Azima tetracantha* dépendent du bourgeon et non de la feuille. Reste à savoir si ces épines sont ou un rameau ou une feuille. Or il arrive quelquefois que les petites feuilles qui enveloppent le bourgeon et que l'on voit très nettement sur la figure 43 se développent elles-mêmes en épines, très réduites il est vrai, mais que l'étude microscopique fait apercevoir. Donc

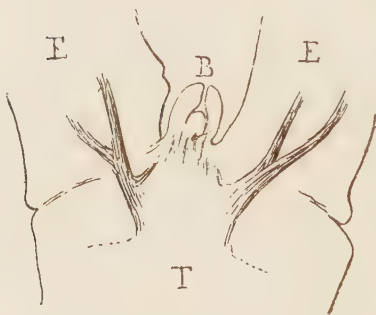


Fig. 43.

les feuilles du bourgeon peuvent se développer en épines.

De plus, si les grandes épines étaient des rameaux, on devrait, ce me semble, voir au moins le rudiment de la feuille à l'aisselle de laquelle elles auraient pris naissance. C'est ce que je n'ai jamais pu voir. Donc, à mon avis, ces épines sont non pas des stipules, mais les deux premières feuilles du bourgeon axillaire.

8° ÉTUDE DES RUBIACÉES

1. Il y a dans cette famille certains genres, notamment les genres *Galium* et *Rubia*, qui possèdent des feuilles verticillées en nombre variable, non seulement d'une espèce à l'autre, mais même d'un verticille à l'autre sur le même individu. Or, parmi les appendices foliiformes d'un verticille, il en est qui portent un bourgeon à leur aisselle : on les regarde

comme de vraies feuilles ; les autres sont considérés comme des stipules. Cette détermination de la nature de l'appendice, basée sur la présence ou l'absence d'un bourgeon à son aisselle, peut être, avec raison, regardée comme suffisamment rigoureuse. Cependant il n'est pas inutile de montrer que l'anatomie est ici d'accord avec la morphologie. Ce sera une importante confirmation de la règle que j'ai essayé d'établir.

Prenons comme type le *Galium Cruciata*, dans lequel le nombre des feuilles ou stipules du verticille a une fixité que ne présentent pas toujours les autres *Galium*. Les arguments d'ordre morphologique montrent que chaque verticille se compose de deux vraies feuilles à bourgeon axillaire et de deux stipules. Admettons qu'il en soit ainsi, et voyons si, en appliquant la définition de la stipule à ce cas particulier, nous arriverons au même résultat.

L'examen de la plante montre qu'à chaque nœud un faisceau M_1 (fig. 44) se détache du cylin-

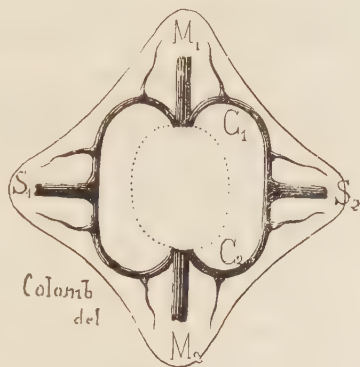


Fig. 44.

dre central pour aller dans la feuille. A peine dans l'écorce, ce faisceau émet de chaque côté une ramification C_1 qui va rejoindre la branche C_2 issue du faisceau M_2 de l'autre feuille. Il en résulte une *ceinture anastomotique* complète. Aux deux extrémités du diamètre de cette ceinture perpendiculaire au diamètre $M_1 M_2$, prennent naissance deux faisceaux S_1 et S_2 qui se rendent aux appendices correspondants. En vertu de la définition d'une stipule, ces appendices, ne recevant comme faisceaux que des dérivations de faisceaux foliaires, sont des stipules.

A quelques différences de détail près, la marche est la même dans les autres *Galium*, les *Rubia*, les *Asperula*, et probablement aussi dans beaucoup d'autres Rubiacées : dans

tous ces genres, les faisceaux stipulaires naissent de la ceinture d'anastomose circumnodale (1).

On n'a, pour s'en convaincre, qu'à étudier les nombreux exemples que cite Lestiboudois dans son ouvrage : *Phyllis nobla*, *Asperula odorata*, *Galium glaucum*, *Rubia tinctorum*, etc. Toutes ces espèces possèdent une ceinture anastomotique qui donne naissance aux faisceaux stipulaires. — Dans le *Phyllis nobla*, en particulier, les choses se passent comme dans le *Galium Cruciata*, avec cette différence que la stipule ne reçoit qu'un seul faisceau médian de très petites dimensions ; la stipule reste alors rudimentaire, ne prend pas l'apparence d'une feuille et se trouve, dès lors, nettement caractérisée comme stipule, même extérieurement et au premier coup d'œil.

Sur l'arc d'anastomose, il n'y a pas de raisons pour qu'en un point quelconque ne puisse naître un rameau vasculaire. C'est ainsi que l'on pourrait expliquer ce fait que le nombre des stipules est, sur une même plante, extrêmement variable.

Plusieurs de ces faisceaux peuvent se trouver réunis dans un même limbe, comme cela a lieu pour le *Galium Cruciata*. S'il arrive alors que ces faisceaux se séparent, au lieu d'un limbe, on en aura plusieurs et, par conséquent, plusieurs stipules.

C'est de cette façon qu'il faut comprendre ce que l'on entend généralement par le *dédoublement de la stipule* des Rubiacées.

Ce dédoublement ne s'effectue pas chez le *Galium Cruciata* qui ne possède jamais qu'une seule stipule de chaque côté. Mais chez d'autres espèces où les stipules sont en nombre variable d'un verticille à l'autre, on peut arriver à voir certains faisceaux marginaux soit de la feuille vraie, soit d'une stipule, *mais naissant toujours de l'arcade anastomotique*, s'isoler et devenir indépendants.

(1) La marche des faisceaux dans le nœud des *Galium*, *Rubia*, *Asperula*, etc., a été vue et figurée par Hanstein en 1857, et près de vingt ans avant lui par Lestiboudois (*Etudes sur l'anatomie et la physiologie des végétaux*, Lille, 1840, pl. XII et XIII).

Un exemple fera mieux comprendre ce que je veux dire.

En étudiant, en effet, la marche des faisceaux dans trois verticilles successifs d'un même rameau de *Galium aparine*, le premier verticille ayant deux feuilles et quatre stipules, le deuxième deux feuilles et cinq stipules, le troisième deux feuilles et six stipules (fig. 45), j'ai constaté que, lorsqu'un verticille a une stipule de plus qu'un autre, l'une des feuilles a un faisceau marginal de moins, et le faisceau marginal qui a disparu est précisément celui qui se trouvait du côté où s'est développée la stipule supplémentaire. Pour plus de clarté, examinons la figure 45 : I, II et III représentent les trois verticilles dont il est question plus haut. Dans le verticille I, l'une des feuilles a deux faisceaux marginaux *a* et *b*, l'autre feuille

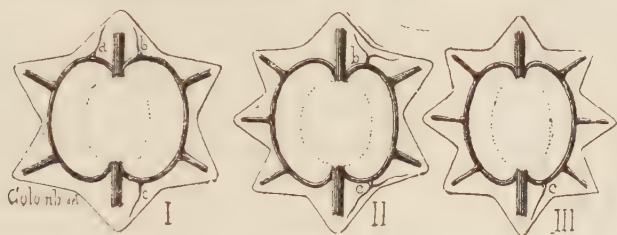


Fig. 45.

n'en a qu'un, *c*; le verticille II présente une stipule de plus que le verticille I, et cette stipule *a*, en se développant, attiré, en quelque sorte, à elle le faisceau marginal *a* le plus voisin pour en former sa nervure.

Il est naturel d'expliquer ainsi la disparition du faisceau *a*; car, dans cette même figure 45, II, les deux faisceaux marginaux restant *b* et *c*, se bifurquent et envoient une ramification dans la feuille et l'autre dans la stipule la plus voisine, indiquant ainsi qu'ils peuvent se rendre indifféremment soit dans la stipule, soit dans la feuille.

Enfin le verticille III nous montre la disparition des deux faisceaux *a* et *b* coïncidant avec l'apparition de deux stipules nouvelles.

Il y a donc lieu de conclure de là que si tous les faisceaux stipulaires naissent de la ceinture d'anastomose circum-

nodale, inversement tous les faisceaux issus de la ceinture, même ceux qui se distribuent aux bords marginaux des vraies feuilles, sont ou peuvent devenir, en s'isolant, des faisceaux stipulaires.

Je crois donc qu'il serait bon de donner à cette ceinture anastomotique un nom qui rappelle son rôle et de l'appeler *ceinture stipulaire*.

Lonicera caprifolium. — Appliquons ces résultats au Chèvrefeuille.

Personne n'a, je crois, signalé de ceinture stipulaire dans le Chèvrefeuille. Cela tient probablement à ce que, dans cette plante, elle ne se développe que très tardivement.

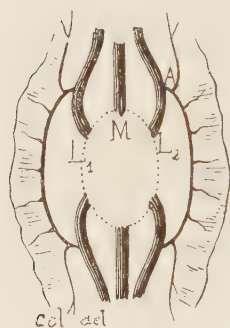


Fig. 46.

On sait que les feuilles jeunes du Chèvrefeuille sont simplement opposées et qu'elles ne deviennent connées qu'en vieillissant. Les coupes successives dans un nœud jeune (fig. 46) montrent que chaque feuille reçoit deux faisceaux foliaires, un médian M et deux latéraux L₁ et L₂; chaque faisceau L émet laté-

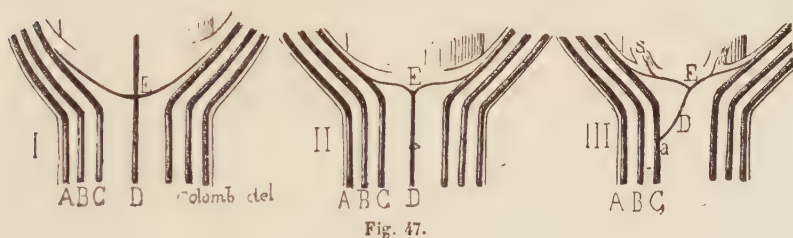
ralement une ramification récurrente de très faibles dimensions et qui semble l'amorce de ce que, chez les *Galium*, nous avons nommé la ceinture stipulaire; mais, si le nœud est âgé et les feuilles connées, la ceinture stipulaire apparaît complète, distribuant un certain nombre de faisceaux au parenchyme réunissant les deux feuilles.

Or la ceinture stipulaire du Chèvrefeuille est trop semblable à la ceinture des *Galium* pour qu'il ne soit pas rationnel d'étendre à l'une ce qui a été démontré pour l'autre. Tous les faisceaux issus de la ceinture du Chèvrefeuille sont donc des faisceaux stipulaires. Il en résulte que le parenchyme d'union des deux feuilles opposées du Chèvrefeuille est constitué par des stipules à développement tardif, soudées entre elles et avec les bords des deux feuilles,

Centranthus Ruber. — Que dans la figure 46 on supprime tous les faisceaux stipulaires, sauf les quatre qui se détachent de la ceinture stipulaire tout près des foliaires latéraux et remontent dans le pétiole, on aura très exactement la figure du *Centranthus*. Dans cette plante, la lame stipulaire n'existe pas, ou mieux se réduit aux bords marginaux du pétiole.

9° LES SAMBUCÉES

Souvent les *Sambucus* présentent entre leurs feuilles opposées et de chaque côté du nœud deux petites stipules glandulaires (*S. nigra*, *S. californica*, *S. laciniata*). Le *Sambucus*



Ebulus même possède huit petites stipules foliaires, quatre de chaque côté.

Il est donc probable à priori qu'il existe là, comme dans le Chèvrefeuille, comme dans les *Galium*, comme dans les *Centranthus*, toutes plantes très voisines des *Sambucus*, une ceinture stipulaire.

Le profil I de la figure 47 est dessiné d'après la figure donnée par Lestiboudois. La ceinture stipulaire qui réunit les faisceaux foliaires externes des deux feuilles opposées s'anastomose au point E avec le faisceau D appartenant au cylindre central. C'est inexact. Hanstein donne une autre figure (fig. 47, II) plus près de la vérité et qui est relative au *S. Ebulus*. Pour lui, le faisceau D ne continue pas au-dessus du point E.

J'ai observé le *Sambucus nigra*, le *S. californica* et le *S. Ebulus*, et j'ai vu que partout le faisceau D existe en effet, mais n'appartient nullement au cylindre central ; c'est un faisceau

détaché du faisceau foliaire extrême C de l'une des feuilles, qui se bifurque (fig. 47, III) de façon à donner deux anastomoses avec les faisceaux C. C'est de la ceinture produite par la bifurcation du faisceau D que, dans tous les cas, partent les faisceaux stipulaires, même lorsque ce sont des nectaires qui occupent la place des stipules. Ces nectaires sont anatomiquement, par l'origine de leurs vaisseaux, de véritables stipules.

Ces quelques exemples suffisent pour montrer que la définition que j'ai établie en commençant a un incontestable caractère de généralité.

CONCLUSIONS

Il est facile de résumer en quelques lignes les faits que j'ai exposés dans ce travail et les quelques conséquences qui en découlent.

Lorsqu'une feuille est engainante, la gaine peut se prolonger en une ligule située au-dessus du point d'insertion du limbe sur la gaine.

On peut reconnaître dans cette ligule trois régions :

1° Les *régions latérales*, dans lesquelles les faisceaux marginaux de la gaine se prolongent purement et simplement. Ces régions n'existent naturellement pas, si *tous* les faisceaux de gaine entrent dans la feuille.

2° Les *régions stipulaires*, dont les faisceaux proviennent d'un dédoublement du dernier faisceau de la gaine entrant dans la feuille.

3° La *région axillaire*, qui réunit les deux régions stipulaires, lame le plus souvent parenchymateuse, mais qui peut recevoir des faisceaux provenant du dédoublement interne des faisceaux de la gaine qui deviennent pétiolaires.

La gaine peut se réduire jusqu'à devenir nulle sans que, pour cela, la ligule disparaisse.

1° Si alors la ligule est complète avec ses trois régions, je lui donne le nom de *ligule axillaire*.

2° Si les régions stipulaires et axillaires persistent seules, les régions engainantes ayant disparu, on a une *stipule axillaire*.

3° Si enfin la région axillaire se divise suivant sa longueur en deux moitiés l'une droite, l'autre gauche (ce qui n'est pas extraordinaire, étant donnée sa nature purement parenchymateuse), les régions stipulaires existent seules à la base du pétiole, et l'on a alors des stipules proprement dites.

Les stipules et la ligule sont donc des organes de même

nature, entre lesquels il est possible de retrouver tous les passages, la stipule étant une portion de ligule axillaire.

Lorsque enfin on étudie la façon dont naissent les faisceaux de la stipule, on arrive à définir cet organe : *un appendice, inséré sur la tige, à la base de la feuille, et dont tous les faisceaux proviennent exclusivement des faisceaux foliaires correspondants.*

C'est à MM. les professeurs du Muséum qui m'ont fourni des moyens de travail, et, en particulier, à M. Van Tieghem qui a bien voulu m'admettre dans son laboratoire, que je dois d'avoir pu mener cette Étude à bonne fin. Qu'il me soit permis de leur adresser ici mes plus sincères remerciements et l'expression de ma vive reconnaissance.

Vu et approuvé, Paris, le 22 avril 1887.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 23 avril 1887.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Du système nerveux cérébro-spinal dans la série des Vertébrés.

GÉOLOGIE. — De l'étage Danien.

Vu et approuvé, Paris, le 22 avril 1887.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 23 avril 1887.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

